

**FACULTAD DE CIENCIAS  
GRADO EN BIOLOGÍA  
TRABAJO FIN DE GRADO  
CURSO ACADÉMICO [2018-2019]**

TÍTULO:

**LA DOMESTICACIÓN DEL CABALLO (*Equus ferus caballus*)**

AUTOR:

**ESTHER PEREZ PALAO**

## RESUMEN

La domesticación del caballo (*Equus ferus caballus*) fue uno de los acontecimientos más importantes en la historia del hombre, pero las respuestas a cómo, cuándo y dónde ocurrió exactamente, son todavía objeto de controversia.

Las evidencias más antiguas hasta la fecha que indican la presencia de caballos domesticados fueron halladas en yacimientos de Kazajistán, lugar donde se encontraban también las últimas poblaciones del caballo salvaje de Przewalski, lo cual llevó a creer que éste podía ser su antecesor y probablemente lugar de origen. Sin embargo, estudios genéticos recientes llevados a cabo comparando el ADN de restos fósiles y caballos modernos actuales, parecen desmentir estas hipótesis.

Desde las representaciones rupestres y el arte paleolítico podemos observar la gran atracción que ha sentido el hombre por este animal desde la antigüedad, incluso cuando era solamente utilizado como fuente de alimento. El momento en el que la relación del hombre y el caballo se hizo más estrecha y empezamos a sacarle todo su potencial la historia de la humanidad avanzó a pasos agigantados. La ganadería, agricultura y economía incrementaron, así como la posibilidad del hombre de realizar trayectos de largas distancias en un tiempo mucho menor, promoviendo la dispersión de lenguas, culturas y sociedades a lo largo y ancho del mapa. La relación entre nuestras especies ha pasado por diversas etapas a lo largo de la historia, desde su consumo, a su monta, hasta su participación en conflictos bélicos que han modelado civilizaciones.

Hoy en día los caballos son menos utilizados debido a la motorización, sin embargo, un nuevo uso como animales de compañía, deportes e incluso programas terapéuticos les hacen seguir teniendo un lugar entre nosotros, a pesar de que ya no existan poblaciones puramente salvajes en libertad. La domesticación del caballo por parte del hombre ha tenido implicaciones que suponen modificaciones genéticas y morfológicas, creando nuevas razas, pero menguando la diversidad genética en busca de ejemplares perfectos. A su vez, las diferencias entre la cría en cautividad y su estado social en estado salvaje han llevado en algunos casos a generar comportamientos anormales.

Domesticación; Equus Ferus; Evolución; Paleontología; Caballo

## ABSTRACT

The domestication of the horse (*Equus ferus caballus*) was one of the most important events in the human story, but the answers about when, where and how it exactly happened are still uncertain.

The oldest evidences till the date that indicate the presence of domestic horses were founded in deposits in Kazakhstan, a place were also the last populations of the wild horse of Przewalski was living, which leads to the belief that this horse could have been the antecessor and also the domestication's birthplace. However, recent genetic studies comparing DNA from fossil remains and modern horses seen to deny this hypothesis.

Cave paintings and Paleolithic art give us a clue about how fascinated the human was about this animal since ancient times, even when it was only used as meat. The moment when human-horse relationship began tighter and we started to use it at its full potential the civilizations advanced by leaps and bounds. Animal husbandry, agriculture and economy did increase, as well as the possibility for humans to make long distance journeys in much shorter time, promoting the dispersion of languages, cultures and societies throughout the width of the map.

Our relation has changed several times among history, since consumption, to riding, even participation in warfare that modulated civilizations. Nowadays horses are less popular as a tool due to motorization, however, a new use as pets, sports or even therapy gives them a place among us, even though there are no longer pure wild species in freedom. Domestication had implications that lead to genetic and morphologic changes, developing new breeds while decreasing genetic diversity in the search of the perfect specimen, as well, the differences in the artificial breeding in captivity and their social wild behavior is leading them to develop abnormal behaviors.

Domestication; Horse; Evolution; Paleontology; Equus Ferus

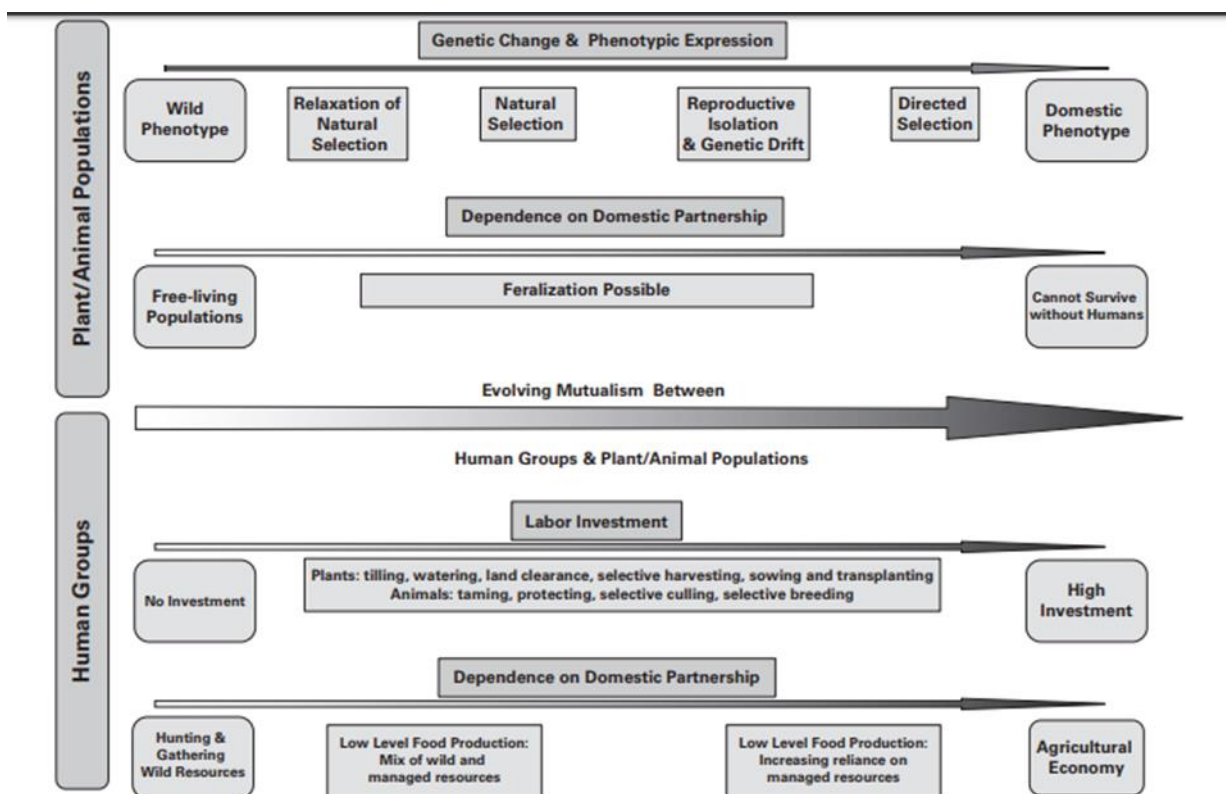
## ÍNDICE

• Resumen.....	1
• Abstract.....	2
• Introducción.....	4
1. La domesticación de grandes mamíferos.....	5
• Objetivos.....	10
• Metodología.....	10
• Resultados.....	11
1. Orígenes.....	11
1.1 Orígenes del caballo como especie.....	13
1.2 Orígenes del caballo domestico.....	15
2. Relación caballo-humano.....	21
2.1. Primeros contactos con poblaciones humanas.....	22
2.2. Importancia histórica y coevolución.....	23
2.3. Situación actual.....	29
3. Efectos de la domesticación.....	30
3.1. Cambios fenotípicos y genéticos.....	30
3.2. Razas de caballos.....	32
3.3. Cambios de comportamiento.....	33
4. Implicaciones derivadas de la domesticación.....	35
4.1. Impacto ecológico. El caballo salvaje.....	35
5. Estudio bibliométrico.....	36
• Cronograma.....	37
• Discusión general.....	39
• Conclusiones.....	40
• Referencias.....	42

# INTRODUCCIÓN

Existe un momento en la historia de la humanidad que es clave para comprender el éxito de nuestra especie, la revolución neolítica. (Weisdorf, 2005). En este momento el ser humano pasó de ser nómada a sedentario, pero ¿Cómo pudo lograr pasar de una economía a base de caza y recolección a ser capaz de producir sus propios recursos mediante agricultura y ganadería? La respuesta, se haya en la domesticación de especies.

Ésta, a pesar de sus múltiples definiciones, podemos caracterizarla como un proceso por el cual las especies se integran en la comunidad humana como uno más de sus medios de producción y productos. Es la causa de una relación mutualista, sostenible y multigeneracional en la cual se controlan los niveles de reproducción y cuidado de una especie que se integra en una perspectiva biológica, social y cultural. (Zeder M., 2012)



**Figura 1.** Los ejes múltiples de la domesticación. (Zeder, 2012. La domesticación de las especies)

Como podemos ver en la **figura 1**, la domesticación requiere de dos procesos, uno que se da en la población animal (o vegetal), que transforma la especie desde un fenotipo salvaje hasta el doméstico, pasando por selección tanto natural como directa

en la cual las características favorables son heredadas y otro que se basa en la actividad humana controlando la crianza y aprendiendo a manejar los recursos de las especie para mejorar los niveles de producción, llegando a una dependencia entre ambas especies.

En el proceso de domesticación comienza por cruzar individuos para obtener los genes que contienen caracteres morfológicos, conductuales o fisiológicos más deseados y transmitirlos a sus descendientes, (Denis, 2004) logrando a lo largo de varias generaciones una especie adaptada a las necesidades humanas. En algunos casos la domesticación ha surgido de manera indeliberada teniendo consecuencias positivas recíprocas tanto en la especie humana como en la domesticada. (O'Connor, 1997).

Como hemos dicho anteriormente, se estima que la domesticación de animales de consumo comenzó hacia el 9.000 a.c, con la revolución neolítica, (Weisdorf, 2005). permitiendo el asentamiento de las comunidades humanas gracias al inicio de la agricultura y la ganadería, pero este proceso fue gradual y no se llevó a cabo al mismo tiempo en las distintas áreas del mundo. (Zeder, 2006)

El impacto de esta práctica fue tal que ha marcó el destino de la evolución de las sociedades humanas y nos ayuda a explicar el porqué de las diferencias de desarrollo en distintas comunidades del mundo e incluso el porqué del éxito o fracaso de ciertas conquistas y guerras. (Drews, 2004).

## 1. La domesticación de grandes mamíferos

A pesar de las grandes ventajas que tiene la domesticación de especies, únicamente el 9% de los grandes mamíferos herbívoros terrestres que existen en el mundo han podido ser domesticados por el hombre, exactamente 14 de 148 candidatos, siendo 13 de ellos, originarios de Eurasia. (Diamond, 2006). La mayoría de ellos pertenecen únicamente a una región geográfica muy concreta, como el Dromedario o la llama, existiendo únicamente 5 especies que se han expandido por todo el mundo: la oveja, la cabra, la vaca, el cerdo y el caballo. (Diamond, 2002).

	<i>Continente</i>			
	Eurasia	África subsahariana	América	Australia
Candidatos	72	51	24	1
Especies domesticadas	13	0	1	0
Porcentaje de candidatos domesticados	18	0	4	0

*Se entiende por «candidato» una especie de mamífero salvaje terrestre, herbívoro u omnívoro, que pese por término medio más de 45 kg.*

**Figura 2:** Mamíferos candidatos a la domesticación por continente. (Diamond, 2006. *Armas, gérmenes y acero*)

Resultan de especial interés los datos de África, pues siendo este un continente con un gran número de especies candidatas originarias, jamás se consiguieron domesticar. (MacDonald, 2000). Aquí debemos hacer una distinción entre doma y domesticación, pues se podría pensar que por ejemplo el elefante africano ha sido domesticado debido a que podemos verlo en cautividad y siendo utilizado por el hombre.

La doma de un animal no está teniendo un control en su reproducción, ni se han seleccionado los especímenes seleccionando los genes que más nos interesen para futuras generaciones (Russell, 2002), consiste más bien en un proceso de aprendizaje en cual el animal cambia su comportamiento y es capaz de tolerar y obedecer a los humanos. (Price, E. O. 2008). Entonces hay que dejar claro que un animal por el mero hecho de ser criado en cautividad y relacionarse con humanos no se convierte en un animal doméstico.

Qué es lo que hace pues, que ciertas especies hayan tenido éxito y otras no, podríamos pensar también, que la culpa es de las civilizaciones humanas que lo intentaron, quizás no disponían del conocimiento o las herramientas necesarias para hacerlo. Sin embargo, todas las pruebas arqueológicas relativas a la domesticación de especies están datadas entre el 9.000 a.c y 2.500 a.c. (Diamond, 2006) Y los intentos modernos de domesticación de ciertas especies, como la cebra, han sido normalmente un fracaso sin importar que ahora contemos con mayor conocimiento y experiencia. (Glazko, 2003).

Así como para que una especie pueda ser domesticada se tienen que dar ciertos requisitos, (Azúa, 1996). hay muchas razones diferentes que hacen que una especie aparentemente no pueda serlo.

La primera de todas es la dieta, y este es el principal motivo por el cual no se han domesticado especies carnívoras como base de nuestra alimentación, pues la conversión de la biomasa del alimento a biomasa del consumidor tiene un rendimiento

normalmente del 10% (Diamond J. 2006), esto descarta a las especies de animales que necesitan ingerir alimentos más caros o difíciles de producir a larga escala.

Para que merezca la pena criarlos también necesitamos un ritmo de crecimiento rápido, pues si no podemos obtener varias generaciones de animal en lo que dura una vida humana es imposible realizar una selección y cruzamientos.

A su vez, debe ser posible reproducirlos en cautividad, y numerosas especies tienen actividades de cortejo que requieren son necesarias para la ovulación o la excitación y que al estar siendo reclusos por humanos son imposibles de llevar a cabo. (Diamond, 2006)

Existen también especies animales que han sido descartadas por sus comportamientos agresivos, y la facilidad para matar seres humanos, como sería el caso del hipopótamo o los osos (Vigne, 2015).

Otro de los grandes inconvenientes son los animales que tienen tendencias al pánico o nerviosismo, como el caso de las gacelas, a pesar de haber sido el animal más abundante del creciente fértil (Diamond J. 2006), no pudo ser domesticada. Sus respuestas para evitar a los depredadores hacen imposible que permanezca en cautividad, pues no cesaría de intentar escapar. (Day, 2013).

Por último, la estructura social, el principal beneficio de las especies que tienen jerarquía social es que pueden interpretar al humano como el líder de su manada, gracias a esto el pastoreo es posible. Los grupos animales que se mueven en manadas sin ningún tipo de estructura familiar y que permanecen juntos por protección, pero no por subordinación son mucho más difíciles de controlar. (Breed et al 2012)

Favorable Characteristics	Unfavorable Characteristics
<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Social Structure               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Large gregarious social groups</li> <li>b) Hierarchical group structure</li> <li>c) Males affiliated with social group</li> </ol> </li> <li>2. Sexual Behavior               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Promiscuous mating system</li> <li>b) Males dominant over females</li> <li>c) Sexual signals provided by movement or posture</li> </ol> </li> <li>3. Parent-Young Interactions               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Social bonds created through imprinting</li> <li>b) Female accepts young soon after parturition or hatching</li> <li>c) Precocial young</li> </ol> </li> <li>4. Feeding Behavior &amp; Habitat Choice               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Generalist feeder or omnivorous</li> <li>b) Wide environmental tolerance</li> <li>c) Non-shelter-seeking</li> </ol> </li> <li>5. Responses to Humans               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Short flight distance from humans</li> <li>b) Low reactivity to humans or sudden changes in environment</li> <li>c) May solicit attention</li> <li>d) Readily habituated</li> </ol> </li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Social Structure               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Family groupings</li> <li>b) Territorial structure</li> <li>c) Males in separate groups</li> </ol> </li> <li>2. Sexual Behavior               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Monogamous mating system</li> <li>b) Females dominate males/males appease females</li> <li>c) Sexual signals provided by markings or morphology</li> </ol> </li> <li>3. Parent-Young Interactions               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Social bonds created on basis of species characteristics</li> <li>b) Female accepts young on basis of species characteristics</li> <li>c) Altricial young</li> </ol> </li> <li>4. Feeding Behavior &amp; Habitat Choice               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Specialized dietary preferences or requirements</li> <li>b) Narrow environmental tolerance</li> <li>c) Shelter-seeking</li> </ol> </li> <li>5. Responses to Humans               <ol style="list-style-type: none"> <li>a) Extreme wariness and long flight distance</li> <li>b) Easily disturbed by humans or sudden changes in environment</li> <li>c) Independent/avoids attention</li> <li>d) Difficult to habituate</li> </ol> </li> </ol>

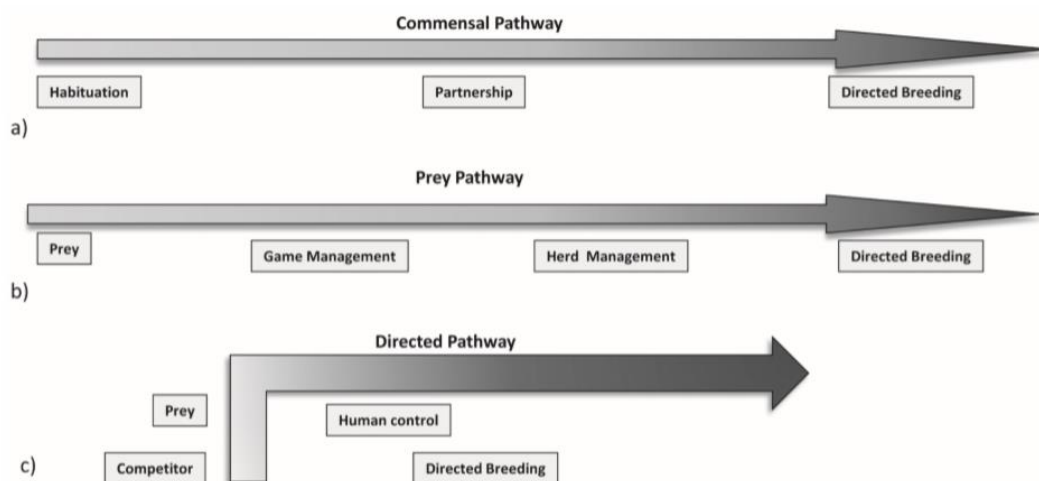


**Figuras 3 y 4.** Características favorables y desfavorables para la domesticación de especies animales. (Zeder, 2012. La domesticación de los animales)

A la hora de generar una ganadería eficiente era preferible contar con especies acostumbradas a grupo sociales grandes y con un sistema social jerárquico que permitiera a los humanos ejercer una posición de poder sobre ellos, otras características como un desarrollo precocial y baja respuesta a los cambios ambientales generadas por humanos eran también de mucho interés. (Price, 1999)

Parece ser que la manera de inicial la domesticación era poseer animales salvajes como animal de compañía y amansarlos para ser comidos al crecer, sobre los que reunían las características mencionadas anteriormente se controlaba su alimentación y su reproducción realizando cruces para obtener los comportamientos o las características más deseadas. (Diamond J. 2006)

En cuanto a las distintas vías de desarrollo de la domesticación, Zeder ofrece tres escenarios principales:



**Figura 5.** Vías de domesticación. A) comensal B) Cazador-Presa C) Intencionado (Zeder, 2012. La domesticación de los animales)

A) La ruta comensal. Esta ruta no es iniciada por el humano, sino que la especie animal fue atraída a ambientes antropizados para alimentarse sus desechos y/o animales más pequeños atraídos por éstos, generando una relación sinantrópica. (Larson et al 2014). Esta relación recíproca entre animales y humanos evolucionó gracias a la habituación, comensalismo y asociación. Tras generaciones de cautiverio y reproducción controlada se dio paso a una domesticación. Ejemplo de esta ruta encontramos como principal ejemplo al gato o el cerdo.

- B) La ruta del cazador-presa. Esta es la ruta más común entre las especies de ganadería. Con el objetivo de aumentar la eficiencia en la gestión de recursos debido a una disminución de la población animal, se experimentó con diferentes estrategias de caza y pastoreo. (Zeder 2012) En el proceso puesta en cautividad y de cría se seleccionaban rasgos como la docilidad para tener un control más amplio de la dieta y la reproducción del animal. Un ejemplo de esta vía son las vacas y las ovejas.
- C) La ruta intencionada o domesticación social, éste es la única que comenzó con un objetivo deliberado de domesticar una especie (Zeder 2012). Ocurrió en una fase más tardía, cuando los humanos ya habían conseguido domesticar a las primeras especies de plantas y animales. Así pues, ciertas especies ya capturadas empezaron a ser introducidas en las comunidades humanas con nuevos propósitos, como animales de tiro y transporte.

Fue un proceso de adaptación multigeneracional, en el cual se trataba de obtener por selección artificial a las crías más dóciles. Hubo numerosas especies que no tuvieron éxito debido a la falta de adaptaciones evolutivas necesarias, como las gacelas (Zeder 2006) o cebras. (Diamond 2002). A pesar de los fracasos, la mayoría de los animales domésticos modernos han surgido en los últimos cientos de años debido a la vía dirigida.

Commensal Domesticates	Prey Domesticates	Directed Domesticates
Dogs ( <i>Canis familiaris</i> ) Cats ( <i>Felis catus</i> ) Pig ( <i>Sus scrofa</i> )? Guinea pig ( <i>Cavia porcellus</i> ) Golden hamster ( <i>Mesocricetus auratus</i> )? Chicken ( <i>Gallus domesticus</i> ) Muscovy duck ( <i>Cairina moschata</i> ) Turkey ( <i>Meleagris gallopavo</i> )	Goat ( <i>Capra hircus</i> ) Sheep ( <i>Ovis aries</i> ) Cattle ( <i>Bos taurus</i> ) Zebu cattle ( <i>Bos indicus</i> ) Pig ( <i>Sus scrofa</i> )? Water buffalo ( <i>Bubalus bubalis</i> ) Mithan ( <i>Bos frontalis</i> )? Bali cattle ( <i>Bos javanicus</i> )? Yak ( <i>Bos grunniens</i> ) Llama ( <i>Lama glama</i> ) Alpaca ( <i>Lama pacos</i> ) Reindeer ( <i>Rangifer tarandus</i> )	Horse ( <i>Equus caballus</i> ) Donkey ( <i>Equus asinus</i> ) Dromedary ( <i>Camelus dromedarius</i> ) Bactrian camel ( <i>Camelus bactrianus</i> ) Buffalo ( <i>Bison bison</i> ) Ferret ( <i>Mustela furo</i> ) Mink ( <i>Mustela vison</i> ) Silver fox ( <i>Urocyon cinereoargenteus</i> ) Chinchilla ( <i>Chinchilla lanigera</i> ) Emu ( <i>Dromaius novaehollandiae</i> ) Ostrich ( <i>Struthio camelus</i> ) Recent aquatic domesticates

**Figura 6.** Especies domesticadas en cada ruta. (Zeder, 2012. La domesticación de los animales)

Es precisamente esta última vía, la que fue llevada durante la domesticación del caballo, a pesar de que sus orígenes son inciertos hoy en día. (Olsen, 2006)

Las pruebas arqueológicas y genéticas sugieren que el caballo fue domesticado, quizás en múltiples ocasiones, en las regiones esteparias de Eurasia (Vila et al. 2006). El objetivo de la domesticación pudo ser su uso tanto para cazar otros caballos salvajes (Olsen, 2006), como producir una multitud de recursos secundarios, como carne, pieles, leche, fuerza motriz y transporte.

A pesar de la falta de marcadores morfológicos o perfiles demográficos que demuestren los orígenes de la domesticación del caballo, se han utilizado datos

arqueológicos para monitorizar el proceso, incluyendo utensilios de cacería, pruebas de la existencia de corrales, presencia de materiales de construcción y cambios en el transporte de recursos líticos (Olsen, 2006).

La prueba más reciente y contundente ha sido el descubrimiento de lípidos lácteos de caballo en cerámica de hace más de 5000 años al norte de Kazakstán (Outram et al. 2009)

## OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es realizar una investigación bibliográfica que explore los principales artículos e información científica relacionada con la domesticación de *Equus Ferus Caballus*. La finalidad es aclarar las incógnitas de dónde, cuándo y cómo se produjo el proceso de su domesticación y exponer las consecuencias históricas que esto ha tenido en el desarrollo tanto de las civilizaciones humanas como de su propia especie.

## METODOLOGÍA

Las fuentes de información bibliográfica fueron mayoritariamente la localización de artículos y la búsqueda online, pero también me he basado en libros y documentales que tratan el tema desde diferentes puntos de vista para una visión más amplia, pues todavía hay mucha información que se desconoce del tema.

Dentro de los artículos que he seleccionado se han realizado estudios genéticos, paleontológicos, psicológicos, biológicos y sociológicos entre otros.

Los artículos han sido seleccionados de diferentes bases de datos siendo las principales: Google Scholar, ScienceDirect & Nature.

Para la búsqueda se utilizaron ciertas palabras clave como:

- Caballo / *Equus ferus*
- Domesticación
- Paleontología
- Relación caballo-humano
- Genética

Y muchas otras que difieren en función al tema tratado, como, por ejemplo, ``comportamiento``, ``guerra`` o ``raza``. Las palabras clave fueron principalmente buscadas en inglés con excepción de algunos artículos.

Para la búsqueda con las palabras se utilizó este formato con:

“AND” si se quería que las citas tuvieran ambas palabras

Ejemplo: horse AND domestication

“OR” si se quería que las citas tuvieran una o ambas palabras

Ejemplo: horse OR domestication

De estas búsquedas se fueron obteniendo todos los artículos y la información para cada apartado.

**Para el análisis bibliométrico** se han utilizado 3 bases de datos distintas: PubMed, Scopus y ScienceDirect. Las palabras utilizadas fueron “Horse AND domestication”, y aparecieron los resultados de los artículos que hablaban sobre la domesticación de *Equus ferus caballus*. En la web ScienceDirect, fue necesario utilizar la búsqueda avanzada y restringir los datos únicamente a artículos científicos.

Todas las búsquedas fueron exportadas a RefWorks para eliminar los duplicados y ordenar los artículos por fecha de publicación, de manera ascendente de más antiguo a más reciente.

Una vez ordenadas se exportaron a un archivo Excel y utilizando la fórmula =CONTAR.SI se obtuvo el número de publicaciones por año, con estos datos se elaboró una gráfica para poder apreciar los resultados.

## RESULTADOS

### 1. Orígenes

Aunque ya en el arte paleolítico, 30.000 a. c. aparecieron en cuevas pinturas de caballos, cómo y cuándo empezaron a ser domesticados es objeto de controversia. (Pruvost et al., 2011).

Sabemos que su domesticación ocurrió en Eurasia, tanto para carne y transporte como para trabajo de campo o incluso la guerra. (Warmuth et al., 2012).

El mayor problema para encontrar el origen de la domesticación se basa en la falta de pruebas, pues no es necesaria la presencia de bridas o sillas de montar, para demostrar que pudo ocurrir con anterioridad a lo que se cree.

Las hipótesis sugieren que la domesticación del caballo se inició como un subproducto de la caza para carne, y que potros huérfanos en edades de entre 2 meses al año podían ser capturados y criados para ser consumidos posteriormente. (Levine, 2005)

Sin embargo, comparando con investigaciones basadas en los intentos modernos de cría del caballo de Przewalski (Monfort, 1994), la única especie “salvaje” que existe en la actualidad no parece es una tarea sencilla, pues problemas como la falta de consideración de la estructura social, porcentajes de agresividad, impotencia o infanticidio pueden afectar en el desarrollo de posteriores generaciones (Boyd et al., 1994)

Esto indica que para poder criar caballos salvajes en cautividad eran necesarios ciertos requisitos ambientales, nutricionales y sociales. (Hemmer, 1990)

Durante el proceso de domesticación se observa una reducción de la apreciación del entorno en el animal comparado con sus antecesores salvajes, también existen inherentes cambios de comportamiento que requieren de una modificación genética. (Kruska, 1988).

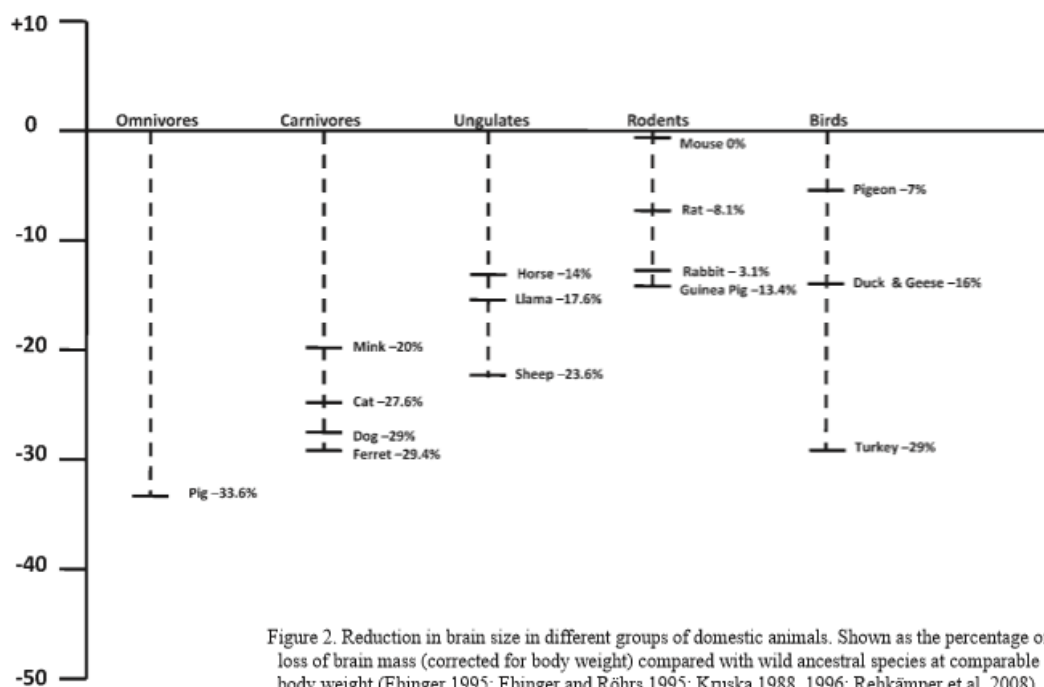


Figure 2. Reduction in brain size in different groups of domestic animals. Shown as the percentage of loss of brain mass (corrected for body weight) compared with wild ancestral species at comparable body weight (Ebinger 1995; Ebinger and Röhrs 1995; Kruska 1988, 1996; Rehkämper et al. 2008).

**Figura 7.** Reducción del tamaño cerebral en distintos grupos de animales domésticos. (Zeder 2012. La domesticación de los animales)

La complejidad de los comportamientos del humano y el caballo hacen difícil pensar que esos cambios ocurrieran múltiples veces en múltiples lugares. Es por ello, que se cree que todos los caballos domésticos provienen de una estirpe común, y que no fue algo que ocurrió al azar. (Levine, 2005).

Sin embargo, una vez que la cría se estableció y el caballo fue domesticado, es muy probable que su valor como animal de trabajo incrementara y así lo hiciera su población. (Anthony y Brown, 2011).

Lo cual nos lleva a la hipótesis de que la domesticación del caballo tomó mucho tiempo para desarrollarse y necesitó de ciertos cambios genéticos que predispusieron a los caballos a ser criados en cautividad. (Schubert et al., 2014).

Otra posibilidad sugiere que el humano fuera capaz de entender el comportamiento del animal hasta tal nivel que fuera capaz de reproducirlo en cautividad. Pero lo más probable de todo es que ambos coevolucionaran juntos.

## 1.1 Los orígenes del caballo como especie.

El antepasado del cual proviene el género *Equus* más antiguo que se conoce data de hace más de 50 millones de años, en el Eoceno. Es conocido como *Eohippus*, que significa “caballo del amanecer”, (también llamado *Hyracotherium*) cuyos restos fueron encontrados en América del norte (Froehlich, 2002) y del cual se supone que provienen todos los équidos posteriores, incluido el género *Equus*, al cual pertenece el caballo (MacFadden, 1986).



Su altura era de unos 30 cm y poseía extremidades anteriores y posteriores de 4 y 3 dedos respectivamente. (Singer, 2005)

Debido a cambios climáticos y selección natural, fue evolucionando, dando lugar a distintas especies, destacando una expansión de géneros al final del Eoceno y principios del Mioceno (Hunt, 2000):

**Figura 8.** Esqueleto de *Eohippus*. (Museo de Historia Natural, Washington)

Los fósiles de *Meshippus* y *Miohippus* de hace 40-35 Ma, seguían conservando los tres dedos en cada pata, pero con ciertas modificaciones; y mejoraron la eficacia de la dentadura. (MacFadden, 1986).

A continuación, los fósiles de *Dinohippus* y el *Pliohippus* al final del Mioceno, 2-8 Ma muestran géneros en los cuales ya habían desaparecido los dedos laterales y las mandíbulas estaban más desarrolladas. (MacFadden, 1986).

El caballo ha sufrido pues grandes modificaciones no sólo en lo que respecta al tamaño, sino también en su conformación en general y como consecuencia en su

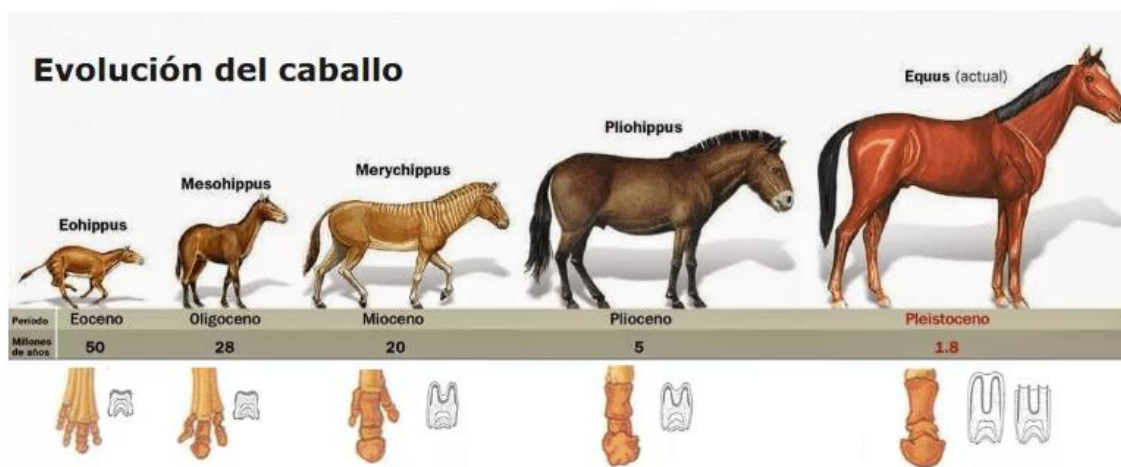
fisiología. Los principales cambios que tuvieron lugar fueron con relación al tamaño, de digitalización del pie, el aumento del volumen del cráneo, la estructura y conformación de los dientes y molares y el color. (Bohórquez, 1946).

Teniendo en cuenta estas modificaciones podemos agrupar la evolución del caballo en tres etapas:

1°- Caballos pequeños del Eoceno: De tamaño similar a un perro o un zorro; caminaba sobre la planta del pie, compuesto de tres-cuatro dedos; cráneo pequeño y se cree que vivía a la orilla de los lagos y pantanos. Correspondería el Eohippus y Orohippus. (Bohórquez, 1946).

2°- Caballos de mediano tamaño del Eoceno tardío y Oligoceno: Tamaño similar al actual, se sostenían sobre tres dedos, de los cuales el central el más desarrollado. Se cree que vivía en lugares secos y bosques. (Peffer, 2016). Correspondería al Mesohippus y Miohippus entre otros.

3°- Caballos del Plioceno y Pleistoceno: Destacan 3 especies monodáctilas muy similares a Equus, Pliohippus, Astrohippus y Dinohippus, el cual se cree que es antecesor directo de Equus. (Hunt, 2000)



**Figura 9.** Representación hipotética de las modificaciones morfológicas en los antepasados de Equus, digitalización y molares de acuerdo con la información disponible. (Cellcode.us/Evolución de los seres vivos)

En la actualidad, dentro de la especie *Equus Ferus*, encontramos tres subespecies: El tarpán, *Equus ferus ferus*, el cual es una subespecie de caballo salvaje ya extinta (Orlando, 2005); el caballo de Przewalski, *Equus ferus przewalskii*,

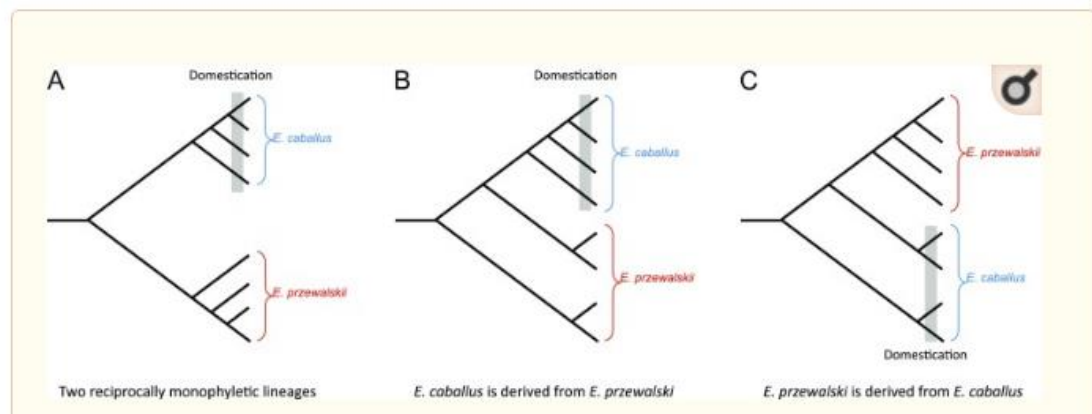
la única especie de caballo 'salvaje' que existe en la actualidad (Ryder, 1993) y el caballo domestico *Equus Ferus Caballus*.

Se cree que, durante las glaciaciones del Pleistoceno, hace unos 2.6 Ma, el género *Equus* extendió su área de distribución desde Norteamérica a Eurasia cruzando el puente de Bering (Weinstock et al., 2005).

Hace unos 10 000 años, los caballos se extinguieron en Norteamérica, por causas aún desconocidas, (Luís, 2006), aunque probablemente debido a variaciones climáticas que modificaron los ecosistemas americanos sumado a la explotación de la caza, (Grayson, 1991) y fue reintroducido en su continente de origen por los conquistadores españoles en 1493. (Luís et al., 2006)

## 1. 2. Los orígenes del caballo doméstico.

Durante muchos años se ha estudiado la relación entre el caballo "salvaje" de Przewalski y el caballo domestico actual. (Kavar y Dovč, 2008).



**Figura 10.** Posibles escenarios de relación entre *Equus ferus ferus* y el caballo de Przewalski. (Goto et al., 2011. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses.)

Las hipótesis daban lugar a 3 posibles escenarios (Goto et al., 2011):

En el escenario A). Tanto el caballo domestico (Erróneamente clasificado como *E. Caballus* antes de conocerse su relación con el Tarpán) (ICZN, 2003) como el de Pzewalski son dos grupos monofiléticos con un ancestro en común.

B) El caballo domestico deriva del caballo Przewalski siendo este su antecesor directo.

C) El caballo Przewalski proviene directamente del caballo doméstico.

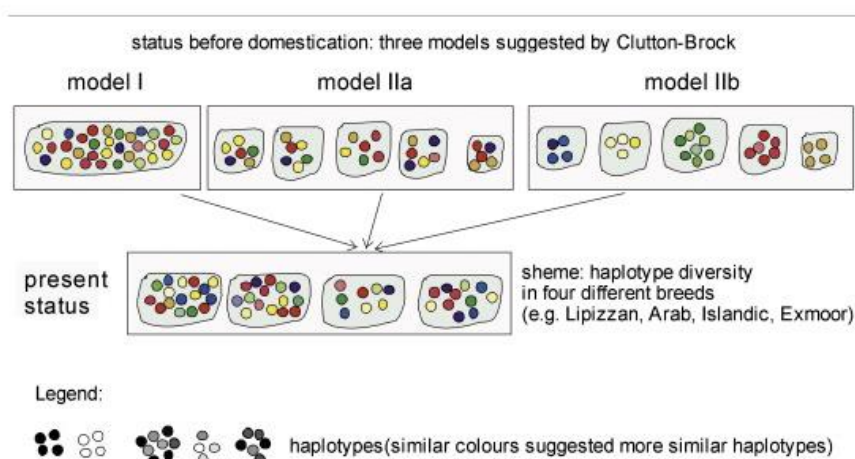


Los estudios genéticos realizados (Fages et al., 2019). indican que el escenario más posible es el A.

Sin embargo, también se ha demostrado con recientes recientemente que el caballo de Przewalski descende del caballo domestico de Botai (Fages et al., 2019), esto significa que el caballo Przewalski no es en realidad un ejemplar salvaje sino asilvestrado. (Gaunitz et al., 2018)

Además, ninguno de estos dos está directamente relacionado con el caballo doméstico (Fages et al., 2019) y es más el caballo Przewalski el cual cuenta con un cariotipo de 66 cromosomas, mientras que todas las razas de caballos domésticos poseen en su cariotipo sólo 64 cromosomas. (Benirschke, K. et al 1965).

Respecto a de qué manera fue el caballo domesticado, si ocurrió simultáneamente en varias localizaciones o todos los caballos domésticos actuales tienen un origen común, se encuentran también tres posibles modelos. (Kavar y Dovč, 2008).



**Figura 11:** Modelos teóricos sobre la composición de las poblaciones de caballo salvaje antes de la domesticación. (Kavar y Dovc, 2008. Domestication of the horse: Genetic relationships between domestic and wild horses)

El primero propone que las poblaciones de caballo salvaje que dieron lugar al caballo doméstico tenían una genética muy variada y surgieron en una misma zona geográfica.

La segunda mantiene que existían varios núcleos de domesticación distribuidos geográficamente y con una alta variedad genética en cada uno y la tercera añade que estos grupos geográficos tenían una diversidad más reducida.

La hipótesis más aceptada hasta el momento es la segunda, un modelo intermedio que sugiere grupos reducidos con una alta variedad genética que cambia también según la localización geográfica. (Lister, 1998).

Se ha encontrado en los fósiles una gran presencia de ejemplares con el mismo haplotipo Y, lo que indica que posiblemente el proceso de domesticación se dio al encontrar al semental adecuado y sus genes se dispersaron rápidamente. (Lindgren et al., 2004)

La diversidad del cromosoma Y en los caballos domésticos actuales es incluso más limitada y durante los últimos 2000 años por culpa del cruzamiento se han perdido la mayoría de los linajes. (Wutke et al., 2018).

Respecto a cuál fue el origen geográfico también existen diversas hipótesis, entre ellas hay tres que son más destacadas, la estepa pónica (Anthony, 2007), Anatolia (Arbuckle, 2012) y Iberia (Warmuth et al., 2011)



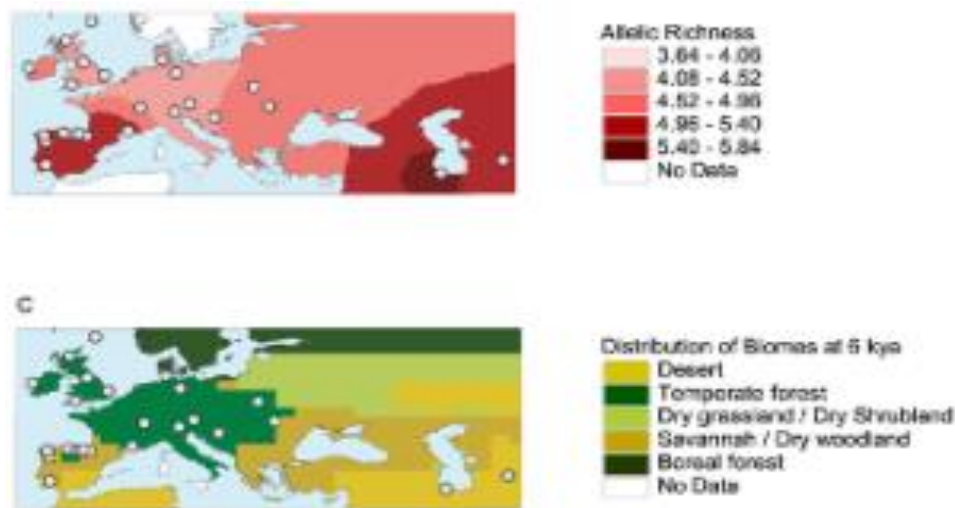
**Figura 12:** Mapa del área que comprende la ecorregión de la estepa pónica. Europa oriental, desde el norte del mar Negro y del Cáucaso hasta la frontera entre Rusia y Kazajistán, al sur de los montes Urales. (Ireneses.wordpress 2015)



**Figura 13:** Restos de caballos encontrados en el yacimiento de Yanikapi, en Turquía. (Perry et al., 2019. Horse Paleogenomes and Human–Animal Interactions in Prehistory.)

**Figura 14:** Mapa de Anatolia. (Ancient Origins, 2010)

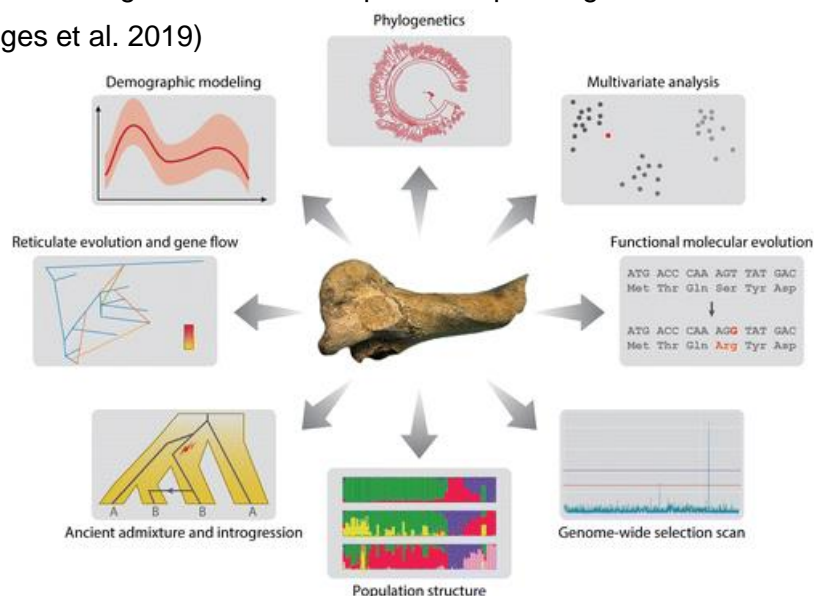




**Figura 15.** Modelos que muestran el mapa de Eurasia hace 6000 años en el cual se observa una mayor riqueza alélica en las áreas que coinciden con el paisaje abierto como el desierto y la sabana. (Warmuth, 2011. European domestic horses originated in two holocene refugia).

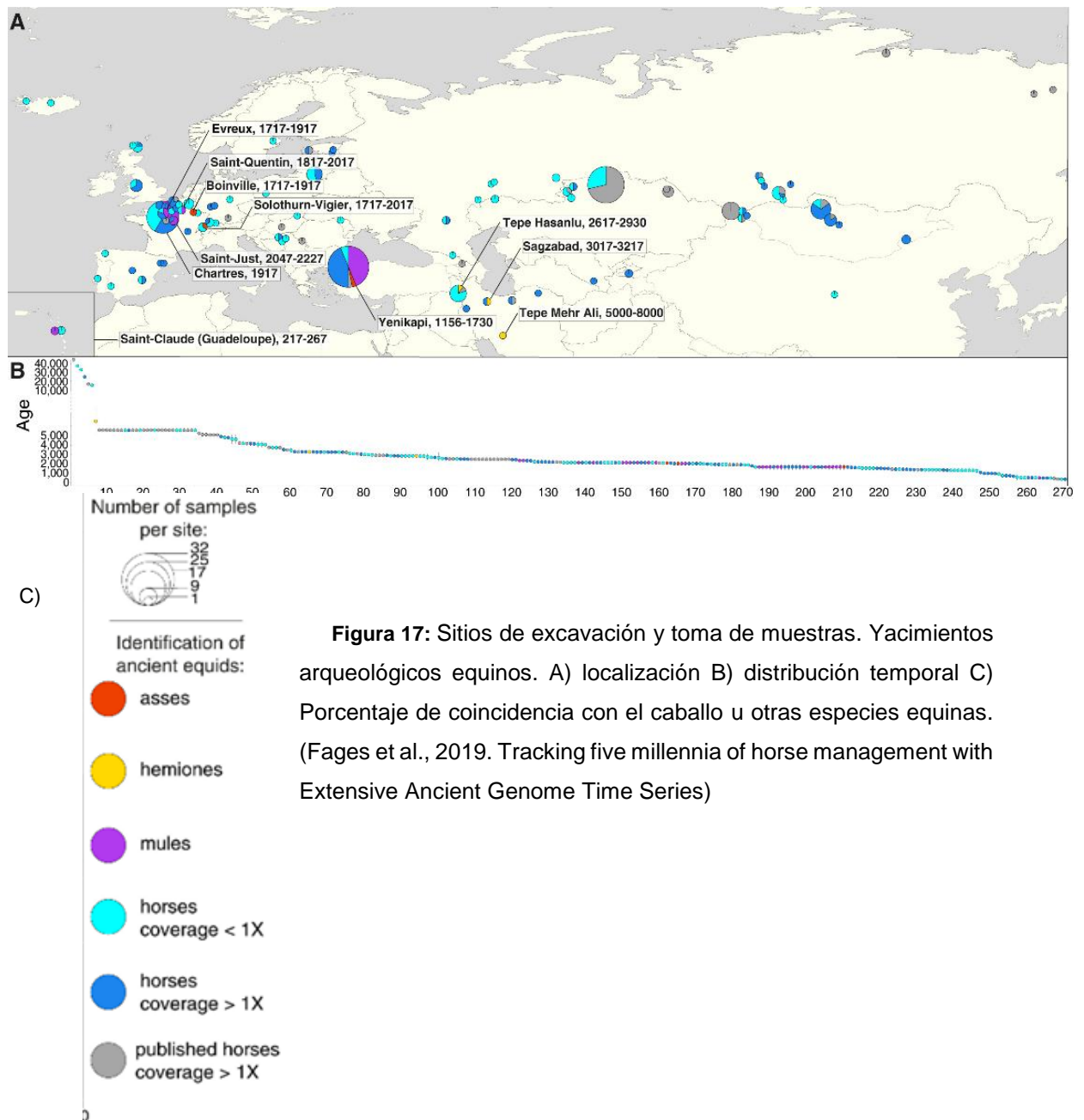
Estos tres puntos son sugeridos por haber sido las localizaciones con evidencias de domesticación más recientes, así como puntos calientes de diversidad genética. (Warmuth et al., 2011, Anthony, 2007, Benecke, 2006)

El 17 de mayo de 2019 se hizo público un artículo en el cual se daba respuesta a muchas de estas incógnitas, pues se presentaron los resultados de la serie genómica temporal más grande del mundo para cualquier organismo no humano, la del caballo. (Fages et al. 2019)



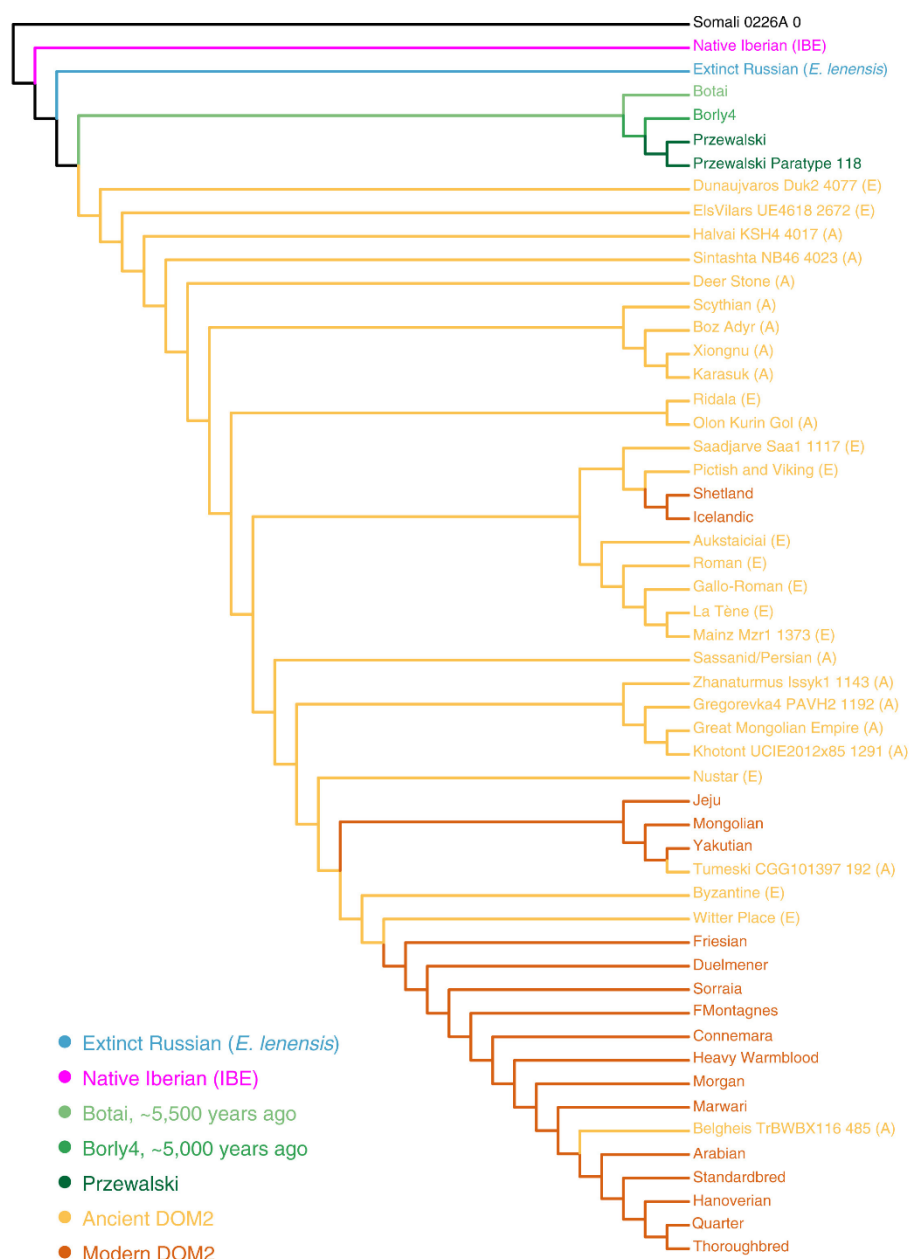
**Figura 16:** Representación-resumen de los múltiples análisis realizados por los investigadores para obtener los datos genómicos y evolutivos comparando datos de los caballos domésticos y los fósiles encontrados. (MacHugh et al. 2017). Taming the past: ancient DNA and the study of animal domestication.

Se analizaron 278 fósiles equinos desde hace 6 milenios, y se compararon con 87 genomas de caballo moderno.



**Figura 17:** Sitios de excavación y toma de muestras. Yacimientos arqueológicos equinos. A) localización B) distribución temporal C) Porcentaje de coincidencia con el caballo u otras especies equinas. (Fages et al., 2019. Tracking five millennia of horse management with Extensive Ancient Genome Time Series)

Utilizando diversos marcadores genéticos se obtuvo la siguiente relación filogenética.

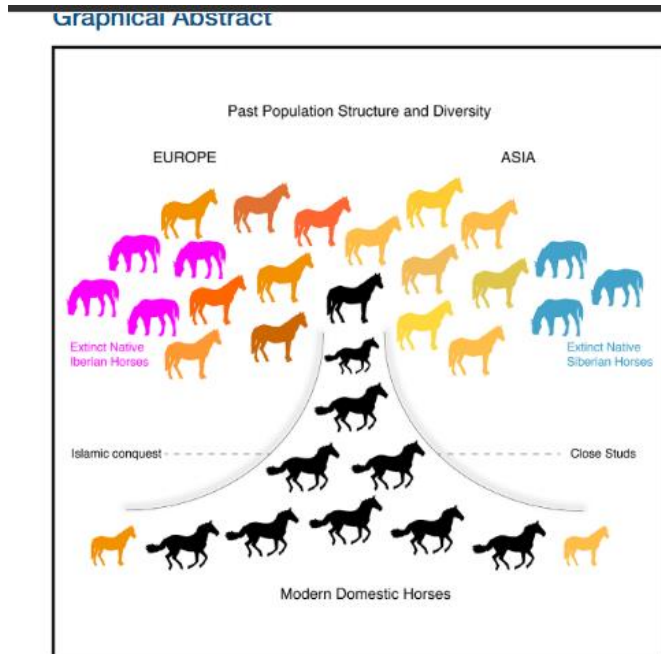


**Figura 18:** Relación filogenética entre las distintas razas de caballo. Los sufijos (E) y (A) hacen referencia a caballos europeos y asiáticos ancestrales respectivamente. (Fages et al. 2019. Tracking five millennia of horse management with Extensive Ancient Genome Time Series)

Se descubrieron dos linajes desconocidos de caballos antiguos, el Nativo Ibérico (IBE) y el Siberiano, *E. Lenensis*. Ambos se encuentran extintos y se duda de si llegaron a ser domesticados o no (Fages et al.,2019), pero observamos que ambos linajes aportaron muy poco al genoma del caballo domestico moderno.

Respecto a la Relación que vimos entre el caballo de Botai y el Pzewalski, podemos ver como efectivamente el segundo es descendiente del primero, probablemente de caballos domésticos de Botai que escaparon y adquirieron su condición salvaje.

Por otro lado, la influencia de los caballos orientales es la mayor y también se observa como en el último milenio ha habido una caída de diversidad genética debido a las prácticas de crianza. (Fages et al., 2019)



**Figura 19:** Representación de la aportación genética de los antecesores del caballo doméstico, modelo de cuello de botella. (Fages et al 2019. Tracking five millennia of horse management with Extensive Ancient Genome Time Series)

Estos resultados principalmente rechazan las conclusiones de trabajos anteriores, (como que el origen del caballo se encontraba en Botai o que el Przewalski fuera el antepasado directo) y nos indican que los orígenes geográficos, culturales y filogenéticos del caballo domestico son aún desconocidos.

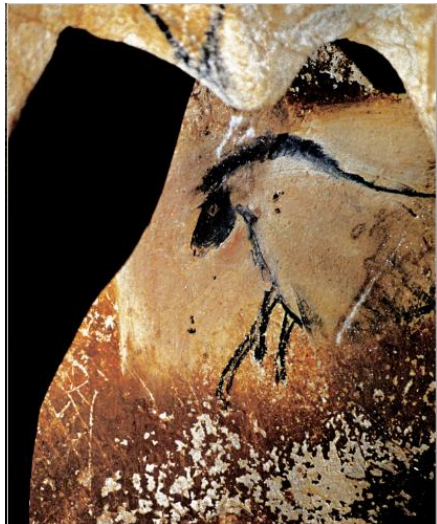
## 2 . Relación caballo-humano

A pesar de que los estudios genéticos y paleontológicos no han podido todavía determinar el origen de la domesticación, podemos analizar la relación histórica entre nuestras especies para resolver algunas cuestiones, pues a pesar de que el hombre saca beneficio de muchos animales, ninguno ha supuesto mayor impacto en la historia de la humanidad como el caballo. (Robinson, 1999).



Esto ha sido así desde la prehistoria, pues podemos observar que, dentro de la animalística, el arte equino es predominante por encima de todos los demás. (Johns, C. 2006).

Lo cual nos indica, que incluso antes de ser domesticado, ya era una especie que



llamaba la atención a nuestros ancestros.

La relación entre el humano y el caballo tiene una historia larga y diversa. A pesar de que la caza para carne fue la motivación principal de la etapa inicial de la domesticación, los caballos progresivamente adquirieron un papel importante como animal utilizado para el transporte, tanto montado como animal de tiro, y hoy en día son también utilizados como animales de compañía (Digard, 1999)

**Figura 20.** Imagen de un caballo en el centro de la cueva de Chauvet. 32.000 años a.c  
foto: Bradshaw foundation/Chauvet

Al contrario que otros ungulados que son mantenidos para su cría, producción cárnica, láctea y peletera, los caballos tienen actualmente un papel muy variado, para unos siguen siendo fuente de alimento, mientras que para otros son animales de ocio y deporte, y aunque cada vez con menos frecuencia, también son utilizados en trabajos de agricultura en zonas rurales. (Edenburg, 1999)

En los últimos años, se ha descubierto otra utilidad de este animal, que los caballos y la equitación son beneficiosos en ciertos programas terapéuticos especialmente en los relacionados con trastornos del espectro autista. (Bivens et al., 2007; Memishevikj y Hodzhikj, 2010; Wuang et al., 2010).

## 2.1. Primeros contactos con poblaciones humanas

Las pruebas más antiguas que se tienen de la domesticación del caballo se encuentran en el continente Euroasiático, especialmente en las regiones de la parte occidental de la estepa eurasiática, lo que ahora es Ucrania, suroeste de Rusia y oeste de Kazajistán. (Zeder, 2012)

La primera información fiable, hasta la fecha, se encuentra en el yacimiento de Botai, en Kazajistán, datado entre el 3.500 y 3.000 a.C. (Price, 2018).

Botai es un sitio que ha llamado mucho la atención de arqueólogos estudiando los orígenes de la domesticación debido al inmenso número de huesos descubiertos en excavaciones. De las más de 10 toneladas de huesos que fueron excavados, el 99% pertenecían a caballos. (Levine, 2012)

Durante muchos años ha existido un debate sobre si estos caballos eran simplemente cazados o se podían considerar domésticos, pero recientemente se han encontrado pruebas de que estos caballos eran ordeñados y equipados. (Outram et al., 2009)



Se descubrieron restos de mandíbulas con desgastes dentarios debidos al uso de elementos de sometimiento, como bridas. Por otro lado, se han encontrado pruebas de que los animales eran ordeñados por la presencia de restos de leche de caballo en tinajas antiguas (Outram et al., 2009). También se observan restos de estructuras arquitectónicas con formas similar a corrales y los análisis genéticos detectan que en la mayoría de los ejemplares hubo una selección del locus TRPM1, gen encargado de las capas de color en la piel del animal. (De Barros et al., 2018)

**Figura 21:** Segundo premolar inferior de caballo encontrado en Botai con muestras de desgaste por bridas. (Outram et al., 2009. The Earliest Horse Harnessing and Milking).

Todo parece indicar que los habitantes de Botai adquirieron el conocimiento de la domesticación de manos de sociedades anteriores, lo cual sugiere la existencia de un segundo centro de domesticación (Perry y Markiewicz, 2019). Este puede estar asociado con los Yamnaya y Afanasievo, sociedades nómadas de cazadores a caballo que vivían en la estepa euroasiática y se dispersaron por todo el continente (De Barros et al., 2018), sin embargo, las pruebas de esto permanecen inciertas debido a la ausencia de datos genéticos.



## 2.2 Importancia histórica y coevolución.

La domesticación del caballo, facilitando la movilidad humana, trajo consigo olas de migración (Anthony, 1995). De acuerdo con la `` hipótesis de la estepa´´, también llamada hipótesis de los kurganes (Gimbutas, 1956), la expansión de los pueblos protoindoeuropeos que comenzó en el 4000 a.c. se relaciona con la cultura Yamnaya, considerados los primeros jinetes, los cuales expandieron el idioma indoeuropeo a Europa y Asia. (De Barros, 2018)

Desde ese momento se puede ver claramente la enorme influencia de la domesticación del caballo para el avance o incluso la desaparición de ciertas civilizaciones.

En el siguiente apartado veremos las etapas de la historia en las cuales el uso del caballo ha tenido mayor impacto y como nuestra relación a evolucionado hasta los tiempos actuales.

- Etapa del consumo. > 50.000a.c. – Presente

La primera asociación que podemos hacer entre el caballo y el hombre, hace 50.000 años era meramente la utilización de su carne, (Levine, 1998) las técnicas para esta cacería eran básicamente acorralarlos contra acantilados, vías sin salida o



dejarlos caer en fosas, (López, 2018). Era un animal de mucho interés pues al ser tan grande es fuente de proteínas y hierro el cual servía de gran dieta para los hombres de las cavernas. (Austin, 1995)

**Figura 22.** Pintura Rupestre en la cueva de Chauvet, Francia. Salen distintos animales representados huyendo de una cacería. Fundación Bradshaw.

Podemos encontrar como pruebas, pinturas rupestres en cavernas, donde el caballo era representado junto a otras especies como venados, mamuts, osos y zorros. (Clottes, 1998)

- Etapa del florecimiento. +- 4000 a.c. 1900 d.c.

Hace aproximadamente 6000 años cuando el caballo fue domesticado, el mundo se transformó, la velocidad y la fuerza del caballo dio al hombre nuevas posibilidades. (Levine, 2005). Las tribus se convirtieron en imperios, los viajes a distancia viables y las culturas y lenguas recorrieron el mundo. (Anthony, 1995)

La anatomía, fisiología y sociabilidad del caballo fueron los que permitieron esta relación (Endenburg, 1999). La estructura de su sistema digestivo le permitía comer y correr rápidamente sin necesidad de reposar tanto como sus predecesores, renos o vacas, los cuales al ser rumiantes necesitan tiempo para regurgitar e ingerir el alimento (Janis, 1992). La biomecánica de las extremidades eficiente y eficaz a la vez que su conformación permite que el hombre pueda estar subido a su lomo sin entorpecer su movilidad (Moore, 2010), y al tratarse de un animal social con una estructura jerárquica en la naturaleza las interacciones de dominación permiten que pueda considerar al hombre como un líder de su manada. (Goodnight, 2007).

El momento en el que el caballo pasó de ser simplemente un animal cautivo para utilizarse en todo su potencial el hombre pasó de moverse a velocidades de 7km a 56 km por hora, llegando hasta los 160km en un solo día. (Barclay, 1982).

- Etapa de pastoreo. +- 3500 a.c. - Presente

La ``revolución de los productos secundarios`` (SPR), supuso la intensificación de la economía a través del aprovechamiento de otros productos que los animales son capaces de proporcionar: aprovechamiento textil de la lana, la leche, la fuerza de tiro, la tracción, etc... (Anthony et al., 2011).

Esta marcó el inicio de la era del pastoreo a caballo, que todavía existe en la actualidad. Es aquí cuando el caballo pasa de ser fuente de alimento a fuerza de trabajo.

Montar, dirigir y controlar a los caballos permitió la movilidad en carro, equitación y pastoreo llevando la expansión indoeuropea a máximos. (David W. 2011)

El jinete podía conducir rebaños de animales ya domesticados con mucha mas eficiencia, como ovejas y vacas, y era la única manera de conducir los propios

caballos. Un hombre y un perro podrían pastorear a 200 ovejas, cuando a caballo ese número es más del doble. (Olsen, 2008).

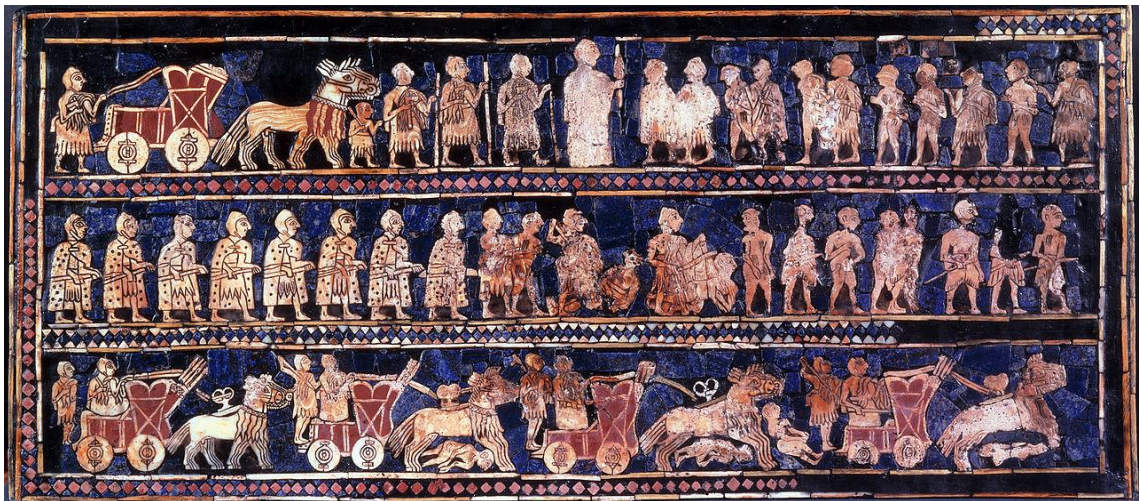
- Etapa del carruaje y campo de batalla. 2000a.c. – 1942

Existe una diferencia en la utilización del caballo como animal de tiro o de monta, se piensa que culturas nómadas eran más propensas a cabalgar (Bokovenko, 2000). mientras que las sedentarias desarrollaron artilugios para conducirlos. Esto por supuesto, dependía de la experiencia previa en el uso de otros animales como bueyes o asnos, la utilización de arneses, la invención de la rueda o sus necesidades.



**Figura 23.** Carruaje del imperio Persa. 500a.c. British Museum

La primera prueba que existe del uso del caballo en el campo de batalla coincide con la invención de la broca de metal y los carros, alrededor del 2000 a.c. (Littauer et al., 2001)



**Figura 24.** Estandarte de Ur. Una de las primeras representaciones de equinos participando en la guerra. 2500 a.c. (British Museum, London.)

El caballo domestico ha sido una pieza clave en conflictos bélicos desde las civilizaciones antiguas, y se han desarrollado multitud de técnicas de combate en torno a él. (Chamberlin, 2010)

Así pues, en civilizaciones como Egipto o babilonia se empleaban principalmente los caballos de tiro para carros armados desde donde se lanzaban jabalinas o flechas. (Zamudio, 2003)

Posteriormente la cría y selección de razas más grandes y fuertes permitió el uso de jinetes armados en la guerra. (Anthony et al., 2009).

Grandes conquistadores como Alejandro Magno, Aníbal Barca o Julio Cesar se valieron de estrategias en el uso de la caballería ya fuera como apoyo a las tropas, encerronas en retaguardia o perseguir enemigos en fuga. (George et al., 2006).

Durante la edad media la evolución de la silla de montar mejoró la estabilidad de los jinetes y impulsó la caballería acorazada, adquiriendo una gran importancia la figura del caballero medieval. (Muñiz, 2010).

Los caballos tienen también un papel crucial durante el siglo XVI como arma de guerra de los conquistadores españoles. Pues tanto los caballos como el acero



supusieron una ventaja decisiva para los soldados cuando éstos llegaron a América y conquistaron los imperios inca y azteca. (Diamond, 2006).

Puesto que el caballo se había extinguido en el hemisferio occidental hacía aproximadamente 10.000 años, los pueblos indígenas carecían de conocimientos tácticos que pudieran vencer la considerable ventaja proporcionada por los caballos y las armas europeas. (Diamond, 2006)



Sin embargo, los nativos americanos aprendieron rápidamente a utilizar caballos (Rodríguez, 2014), lo cual indica que la domesticación tiene una base genética y una vez domesticado un animal cualquier civilización puede aprender a controlarlo sin necesidad de esperar generaciones.

Las tribus de las Grandes Llanuras de los Estados Unidos, como los comanches y los cheyennes, adquirieron

**Figura 25.** Comanches a caballo. (Imagen de George Catlin, 1835.)

fama de jinetes de combate, demostrando una vez más la eficiencia de la caballería ligera y convirtiéndose, finalmente, en un grave problema para el Ejército de los Estados Unidos. (Worcester, 1945).

La última vez que los caballos fueron utilizados en España en conflictos bélicos fue durante la guerra civil, en la batalla de Alfambra, donde el bando sublevado venció al republicano gracias a su carga de caballería. (Ravina, 2017).

Actualmente, sólo algunos ejércitos de montaña mantienen aún caballería, utilizada en unidades de exploración donde los vehículos a motor no son capaces de llegar. También pequeñas organizaciones combatientes del tercer mundo usan todavía caballos en la lucha armada, como los Yanyauid en Sudán. (Lacey, 2004)

- Etapa de la agricultura e industria. 900 d.c – 1945 d.c

La utilización del caballo como animal de tiro fue principalmente relevante durante el siglo XX, el caballo tenía una gran relación con la agricultura y la minería, aunque fue poco a poco reemplazado por vehículos motorizados. (Thompson, 1976)

La industrialización de la agricultura, el fin de las caballerías militares y los movimientos de protección animal, junto a argumentos a favor de la seguridad, economía y aspectos sanitarios supusieron el declive del uso del caballo de tiro (Greene, 2008). Sin embargo, se encontraron otras prácticas basadas en el folklore y el disfrute de la especie, y la participación en el mundo del espectáculo. (Derry, 2006)

- Etapa del ocio. 700 a.c - Presente

A pesar de que existen referencias a juegos de carreras de carros a caballo en libros tan antiguos como la Ilíada, siglo XIII a.c. o en los papiros de los juegos olímpicos de la antigua Grecia (Deraga, 2007), es a partir del siglo XX cuando se asocia al caballo con fines deportivos como su principal actividad.

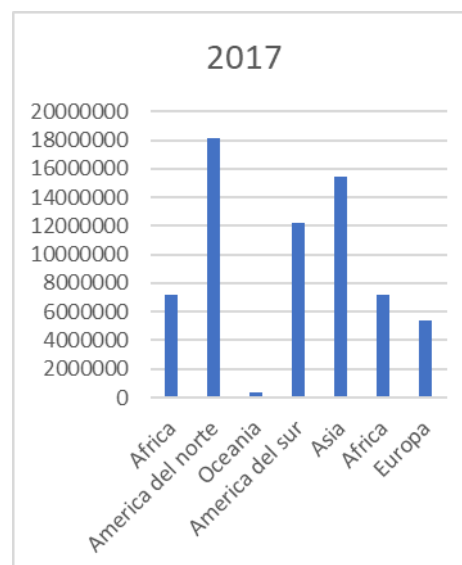
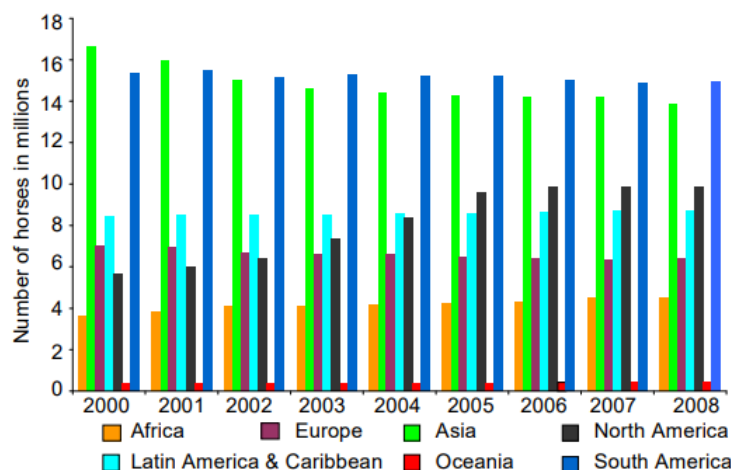
En la actualidad, el caballo forma parte de las sociedades humanas en un abanico muy amplio de actividades. La mayoría de los caballos son utilizados para prácticas deportivas gracias a sus condiciones. Es utilizado para practicar diferentes deportes ecuestres como el salto, la hípica o el polo, entre otros. (Deraga, 2007).

## 2.3 Situación actual

El caballo domestico se integra, desde un punto de vista taxonómico, dentro del orden de los perisodáctilos en la familia *Equidae*, junto a los asnos, *Equus africanus*; el onagro, *Equus hemionus*; el kiang; *Equus kiang* y las cebras, *Equus Zebra*, perteneciendo todos al género *Equus*. (Schulz, 2013).

Fue denominado *Equus caballus* por Linneo en 1758, (Bennett, 1999). Sin embargo, cuando estudios los estudios genéticos demostraron que proviene de un antecesor común junto al Tarpán, *Equus ferus ferus*, (ya extinto), en 2003 su denominación cambió a *Equus ferus caballus*. (ICZN, 2003)

A pesar de su población disminuyó considerablemente a mediados del siglo XX, cuenta con una población de más de 60 millones de individuos (FAOSTAT, 2017) y está distribuido por todos los continentes menos la antártica. (Long, 2003.)



**Figuras 26 y 27.** Población global de caballos por continente. (Datos del FAOSTAT 2000-2017)

No existen especímenes salvajes, aunque los cimarrones son caballos asilvestrados con antepasados domésticos, surgen de ejemplares que escaparon o fueron puestos en libertad y han logrado sobrevivir sin los humanos. (Arrom, J. J. 1983). Como por ejemplo los caballos de la isla de Sable, (Rubenstein, 1981).

Por otro lado, hay poblaciones humanas que basan su estilo de vida en la relación a los caballos y sin los cuales sería imposible que siguieran existiendo, como las tribus nómadas de Mongolia y el caballo de Kazakh. (Dmitriez y Ernst, 1989)

### 3. Efectos de la domesticación

Desde que el hombre domesticó al caballo, hará unos 5000-6000 años, estos han sido sujetos a numerosas selecciones artificiales que han resultado en modificaciones genéticas graduales (Librado et al. 2017). Las diferencias que se encuentran entre las distintas razas de caballos se deben a la selección tanto natural como artificial.

#### 3.1 Cambios fenotípicos y genéticos

Teniendo en cuenta que los caballos son utilizados hoy en día para el deporte, exhibiciones y diversas funciones, las razas de caballo se han diversificado obteniendo especímenes completamente diferentes y causando un

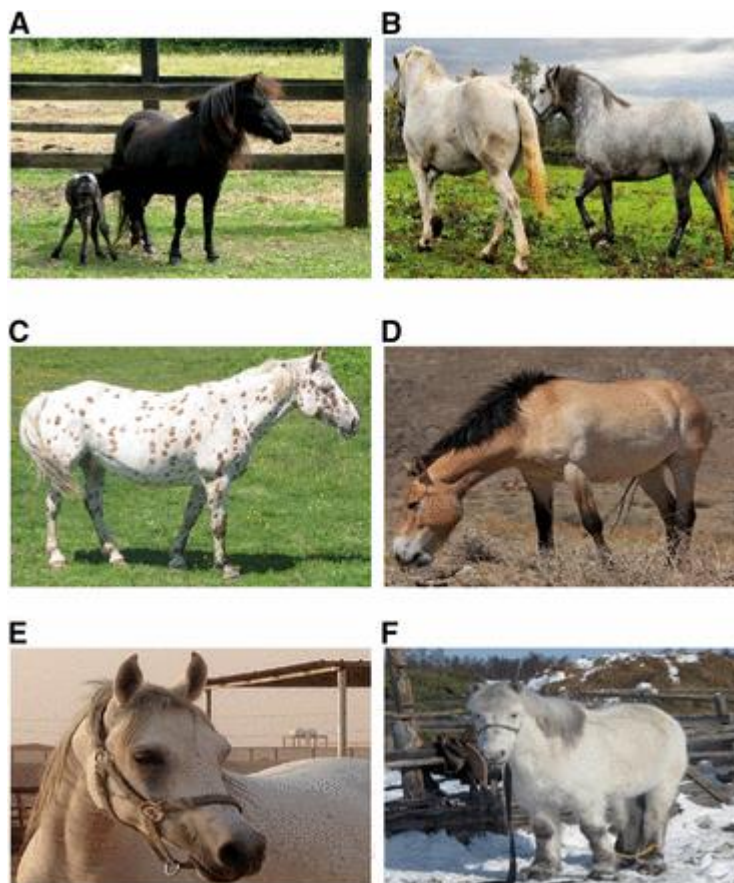
empobrecimiento genético debido al interés del mercado en obtener razas puras con los genes que les permitieran más fuertes, estéticos o veloces. (Librado et al., 2016)

Es precisamente este el problema que hace que se conozca muy poco de la genómica de la domesticación pues en los últimos 2000 años se han perdido la mayoría de los fragmentos de ADN de un linaje ya extinto. (Schubert et al., 2014)

Recientemente se han hallado pruebas de la selección de caballos por los pueblos escitas de las estepas de Asia central. (Orlando, 2018).

Al analizar el genoma de los restos de 16 caballos de una antigüedad de mas de 4000 años en Siberia y Kazajistán, se revelaron patrones de colores y genes relacionados con la resistencia, la velocidad y la lactancia entre otros. (Librado, P et al. 2017).

La estructura actual de la cría del caballo se caracteriza por una alta variabilidad interracial pero muy baja diversidad genética intrarracial (McCue et al., 2012), esto se refleja en el gran abanico de rasgos morfológicos y de comportamiento.



**Figura 28.** Diversidad de fenotipos de razas (tamaños, formas y capas de color). (Librado, 2016. The Evolutionary Origin and Genetic Makeup of Domestic Horses)

Por ejemplo, Podemos ver que la altura hasta la cruz difiere desde los 70cm en los caballos miniatura Falabella (Pugh et al., 2017). hasta los más de 2m en los Percherones (Ferreira,2016). También se encuentran grandes diferencias en los



patrones de coloración y incluso en la manera de caminar (Finn et al., 2016). Todo este abanico de rasgos intraespecífico es únicamente superado por la variación que se encuentra en los perros domésticos. (Brooks et al., 2010)

Debido a los efectos pleiotrópicos y / o epistáticos, algunos de los rasgos seleccionados en las razas domésticas están, sin embargo, asociados indirectamente con enfermedades congénitas (Bellone et al., 2008)

Los caballos domésticos actuales muestran una alta diversidad mitocondrial (Lira, 2015) que contrasta con una homogeneidad casi completa en su cromosoma Y (Petersen et al., 2013); cargas mutacionales más altas que en caballos salvajes del Paleolítico superior y la selección de genes involucrados en la locomoción, fisiología, desarrollo y comportamiento. (Schubert et al., 2014).

A falta de genomas de los antiguos caballos domésticos, no está claro, sin embargo, si estas características ya se introdujeron durante las primeras etapas de domesticación o son resultado de la cría reciente. (Librado, et al 2016).

## 3.2 Razas de caballos

En la actualidad existen más de 350 razas de caballos, divididas en 4 grupos principales: Caballos ligeros, caballos pesados, ponies y cimarrones. (Hendricks, 2007).

La cría del caballo es tan antigua como la domesticación en sí, sin embargo la crianza para la obtención de diversas razas con un propósito determinado ocurrió más tarde. Una de las primeras pruebas escritas que existen sobre la crianza de los caballos y su pedigrí corresponde a los beduinos de oriente medio, y el caballo Árabe en el 1330 d.c. (Lewis, 2006).



**Figura 29.** El caballo árabe es una de las razas más antiguas que se conocen, sus orígenes son el oriente medio y se extendió por todo el mundo gracias al comercio y los conflictos bélicos. A parte de por su belleza destaca por ser una de las especies equinas más inteligentes y resistentes. (Arabian horse Association)



**Figura 30.** Caballo andaluz o pura raza española.

Este caballo ibérico es también uno de los más antiguos que existen y el origen de gran cantidad de razas equinas de la actualidad. Destaca en las disciplinas de doma por ser uno de los caballos más dóciles. (Noticaballos/ Caballo Español)

### 3.3 Cambios de comportamiento.

Los cambios en el comportamiento que se pueden apreciar se deben a conductas sociales y reproductivas que difieren entre los caballos que son criados en condiciones asilvestradas, semisalvajes o domesticas (Mc Donell, 2000) Por ejemplo, se han observado porcentajes de menor vigor sexual y fertilidad, así como mayores tasas de disfunción en los caballos domésticos que en aquellos en libertad. Los cimarrones que pastan cada 1-2h tienen mayor fertilidad. (Henry et al., 1991)

Los caballos forman lazos de cohesión social en grupos estables de manera natural, con conductas de acicalamiento mutuo y contacto entre los individuos. La ruptura de estas conexiones puede generar situaciones de estrés por aislamiento social. (Van Dierendonck, et al., 2005). La estructura social predominante de los caballos en libertad consiste en un harem con un semental y sus yeguas, donde la interacción sexual es continua y varía en frecuencia e intensidad durante todo el año (McDonnell, 1994)

Mientras que, los sementales criados en cautividad no tienen contacto con las hembras hasta la copulación, la cual es directa y dirigida por el ser humano, lo puede causar disfunciones. (McDonnell, 2000) La estructura jerárquica social de los caballos no se tiene en cuenta en la crianza y se producen rechazos debido incompatibilidad por la 'categoría social' que la yegua tendría en libertad. (Haupt, et al., 1978)

La falta de recursos y abaratamiento de costes produciendo aislamiento social y el confinamiento tienen como consecuencia respuestas de comportamiento indeseado. (Cooper y Mason 1998)

Teniendo en cuenta que:

- La mayoría de los caballos domésticos se encuentran aislados o con posibilidades mínimas de interacción social.

- Se encuentran confinados  $\frac{3}{4}$  del día.

- Son alimentados 2-3 veces al día en lugar de constantemente y al estar en corrales no son capaces de moverse en busca de alimento.

- Su alimentación ha cambiado de grandes cantidades de fibra celulósica a alimentos más concentrados, lo cual causa patologías dentales por falta de desgaste. (Haupt, 1990).

- Los caballos salvajes utilizan un 60-80% de su tiempo alimentándose y caminando 5-10km al día, los caballos en establos ambos han sido reducidos. (Haupt, 1990).

Este tipo de condiciones pueden llevar a la expresión de comportamientos anómalos, como alteraciones de la alimentación, confinamiento, patologías, patrones de comportamiento estereotipado como caminar en círculos, mordedura o automutilación. (VanDierendonck y Goodwin, 2005).

Stereotypies can be classified as either locomotor or oral:

Locomotor

- Weaving
- Box Walking
- Fence Pacing
- Pawing
- Stall kicking
- Head tossing & nodding

Oral

- Cribbing
- Wind sucking
- Wood chewing



**Figura 31.** Caballo mordiendo una verja a consecuencia de comportamiento estereotipado. (Besthorsestalls.com, 2013)

#### 4. Implicaciones derivadas de la domesticación.

Como hemos visto anteriormente las implicaciones de la domesticación del caballo son enormes, los avances en la movilidad humana, la fuerza de trabajo, nuevas estrategias de lucha, transmisión de lenguas y culturas, creación de nuevas razas... (Anthony D. W. 1985), pero aparte de los aspectos negativos que ha tenido para el caballo en sí como mortalidad, pérdida de variabilidad genética y comportamientos anormales, también, en ciertas circunstancias ha tenido un impacto negativo en otras especies.

##### **4.1. Impacto ecológico. El caballo silvestre.**

Como muchas especies invasora, los caballos que han sido puestos en libertad o han escapado los humanos han tenido un impacto negativo en aquellos lugares a los que no pertenecían y carecen de depredadores, pues la sobrepoblación lleva a la competencia con las especies autóctonas, teniendo también efectos sobre el suelo y la vegetación. (Nimmo et al., 2007; Zalba y Cozzani, 2004)

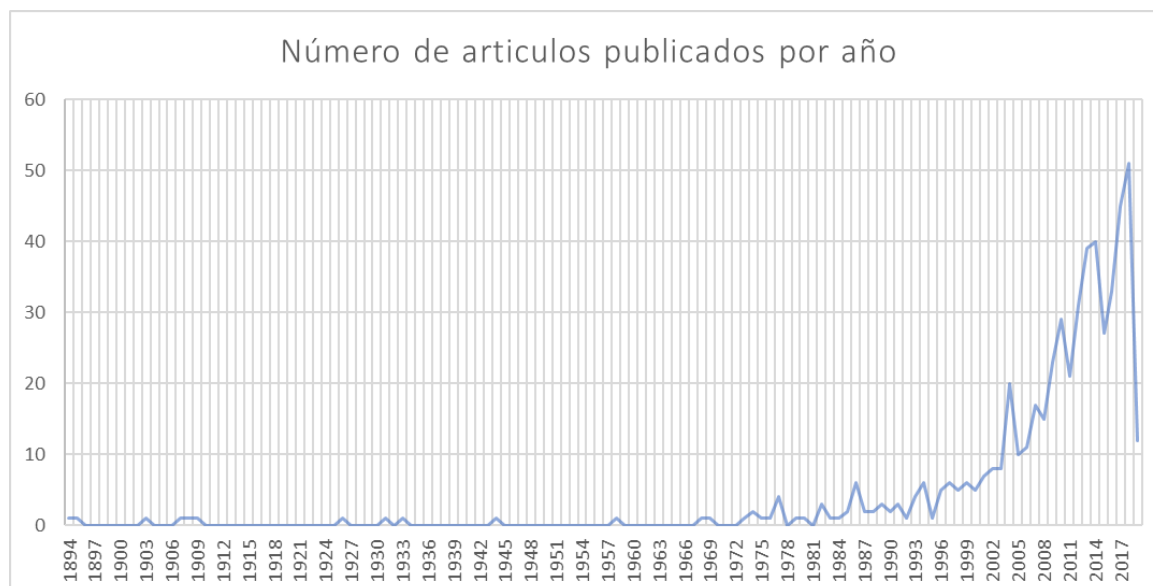
Una de las áreas dónde mayores problemas están generando las poblaciones de cimarrones es en Australia (Nimmo, 2007), dónde en 2013 hubo que sacrificar más

de 10.000 caballos para evitar la degradación del terreno y su propia muerte por inanición. (Garrott y Oli 2013).



**Figura 32.** Sacrificio de caballos en Australia por sobrepoblación. (www.diarioeldia.cl, 2013)

## 5. Estudio bibliométrico



**Figura 32.** Gráfica del número de artículos relacionados con la domesticación del caballo por año.

En la gráfica observamos como ha aumentado la tendencia, pues antes del 2000, apenas existían artículos sobre la domesticación mientras que en los últimos 20 años este número se ha elevado exponencialmente.

Hasta llegar a la década de los 90, encontramos principalmente artículos sobre enfermedades que ocurren en los caballos domésticos, pero nada relevante en cuando al origen de la domesticación.

A partir de esa fecha numerosos artículos a cerca de la relación entre el caballo doméstico y Przewalski así como las implicaciones socioeconómicas de la domesticación empiezan a cobrar interés.

Pero es en los últimos 20 años cuando los estudios genéticos y los descubrimientos paleontológicos favorecen a los investigadores y permiten ese rápido crecimiento, desarrollando diferentes hipótesis sobre el origen en distintas partes del mundo.

Durante la última década, destacan además los estudios en relación a los cambios de comportamiento, los riesgos de la endogamia y los beneficios de la equitación como terapia.

## CRONOGRAMA

El cronograma representa las diferentes actividades realizadas desde el inicio de la asignatura Trabajo de Fin de Grado (TFG)

Actividades	Duración/ Meses					
	Noviembre	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio
Asignación del trabajo y del tutor						
Propuesta de tema						
Elección del tema						
Busqueda bibliográfica						
Realización de la estructura						
Comienzo de la redacción						
Redacción del trabajo						
Especificar título						
Revisión del Trabajo de fin de grado por parte del tutor						
Entrega del Trabajo de fin de grado						
Presentación del Trabajo de Fin de Grado frente al tribunal						

El tema fue de elección propia y se presentó la posibilidad de realizarlo bajo la tutela del profesor Vicente Urios Moliner, del departamento de Zoología.

Tras documentarme acerca de los aspectos más interesantes que podía encontrar sobre este tema se estableció la estructura a seguir, la cual fue modificada posteriormente.

El título `` Domesticación del caballo y relación con el hombre `` fue cambiado a simplemente ‘Domesticación del caballo’ y ciertos puntos de la estructura fueron eliminados por entenderse que se alejaban del objetivo concreto del trabajo.

Se comenzó la redacción en abril y fue finalizada en mayo, tras la revisión por parte del tutor.

## DISCUSIÓN GENERAL.

Como hemos ido viendo y comentado durante los resultados, es difícil llegar a una conclusión firme acerca de cómo, cuándo y dónde se produjo la domesticación del caballo, cada nuevo descubrimiento destapa incógnitas y hace variar las hipótesis mantenidas, pues los estudios recientes contradicen totalmente lo que se pensaba hace muy pocos años.

Como hipótesis personal, a mi parecer todos los caballos domésticos provienen de un núcleo común alrededor del 4000-3500 a.c. pues considero que el pueblo de Botai es la prueba más antigua pero esta civilización lo heredó de culturas nómadas previas.

En cuanto a donde surgió yo me decanto por algún lugar de la estepa pónica, me parece más probable que otras localizaciones debido, no solo a que los caballos analizados en la zona de Europa oriental tienen más carga genética en las poblaciones actuales, sino también porque pienso que hay una estrecha relación entre la expansión de las lenguas y culturas Indo-Europeas (hipótesis de la estepa), y la domesticación del caballo, además de que ambos acontecimientos parecen coincidir en tiempo y espacio.

Si pueblos como los Yamnaya consiguieron expandirse por todo el continente fue gracias a que dominaron los caballos antes que otras civilizaciones, por ello pienso que fueron tribus nómadas las que primero domesticaron al caballo y después otras civilizaciones sedentarias se valieron de los genes de ciertos sementales para modificar sus poblaciones.

Opino también que el motivo principal que fomentó la retención de estos animales fue la obtención de carne, debido a una disminución de la población salvaje. Una vez capturados, estos animales pudieron ser domados y mantenidos en cautividad.

Con el transcurso del tiempo y el paso de las generaciones se iban seleccionando aquellos que tenían características más interesantes para ser utilizados en otras actividades, por ello mayoría de genes encontrados en yacimientos poseen genes relacionados con la velocidad, la fuerza y la resistencia. Pero que también otros valores iniciales como la docilidad, la curiosidad y la falta de temeridad hacia los humanos eran interesantes para establecer relaciones entre ambas especies.

Considero que el caballo fue utilizado para la monta antes que como animal de tiro, pues para controlar a esta especie como si fuera un rebaño y poder migrar con ella era necesario montarlos, pues no puedes pastorear un rebaño de caballos si no es precisamente a caballo. Al ser capaz de controlar las manadas a caballo era más

fácil poseer una población grande y permitir que se alimenten en campo abierto así como seleccionar los individuos de mayor interés.

Sin embargo, opino que en la guerra se utilizaron antes los carros que los soldados a caballo, pero no debido a que no fueran capaces de montarlos, sino a que es mucho más sencillo tirar flechas desde una plataforma que hacerlo a lomos de un animal.

La primera civilización que logró controlar al caballo se expandió rápidamente creando nuevos núcleos de domesticación y haciendo crecer las diferentes poblaciones de caballo doméstico, hibridándolas en ciertos casos con caballos salvajes, creando nuevas razas tan diferentes como son en la actualidad.

Sin embargo, en los últimos años se ha perdido variabilidad genética al utilizar a los caballos con fines muy concretos y el querer crear el ejemplar perfecto, sobre todo debido a su utilización en el mundo del deporte.

Los análisis de paleogenética comparando poblaciones ancestrales con ejemplares actuales nos proporcionan mucha información acerca de la filogenia del caballo, pero no nos pueden aclarar en qué momento exacto dejaron de ser caballos salvajes.

Considero que la localización exacta de su origen en base a pruebas como bridas o monturas no es posible, habría que fijarse más bien en flujos migratorios y comparar de alguna manera los cambios genéticos en poblaciones ancestrales humanas con los ocurridos en población de caballo, pues si descubrimos cual fue la civilización que empezó a moverse y dispersar sus genes con un alcance que sería imposible a pie, muy seguramente hallaremos el origen de dónde fue el caballo domesticado por primera vez. Para lograr esto es necesario seguir haciendo excavaciones y no destruir material genético.

El caballo ha formado parte de nuestra historia durante milenios, considero que si su origen se hubiera dado en una localización distinta a la que sea que es, toda la historia de la humanidad y los asentamientos geográficos actuales serían completamente diferentes.



# CONCLUSIONES

La revisión realizada en este TFG sobre el estado actual de conocimiento del proceso de domesticación del caballo nos otorga diversas conclusiones:

- 1- La estepa euroasiática es el principal candidato a ser el lugar de origen de la domesticación
- 2- La domesticación del caballo surgió hace mínimo 5.000 años y fue el resultado de un proceso coevolutivo entre el hombre y el caballo que permitió la rápida expansión de ambos por todo el continente.
- 3- Prácticamente todos los caballos modernos descienden de unos pocos sementales orientales, tal y como lo indica la variabilidad de su cromosoma Y.
- 4- El caballo de Przewalski no es realmente un caballo salvaje sino una población asilvestrada descendiente del caballo de Botai.
- 5- El caballo de Botai no tiene relación con el caballo domestico actual, lo cual indica que es posible que existiera más de un núcleo de domesticación.
- 6- La domesticación del caballo fue un punto de inflexión en la historia del hombre que supuso avances significativos para toda civilización que pudo controlarlo.
- 7- La variabilidad genética del caballo ha disminuido en los últimos 2000 años debido a la cría por el hombre.
- 8- La primera prueba más antigua hasta el momento de la existencia de caballos domésticos se encuentra en los yacimientos de Botai.
- 9- La mayoría de los linajes de caballos salvajes ancestrales no han aportado nada a los caballos domésticos modernos.

## CONCLUSIONS

The review made in this TFG about the current stage of knowledge about the process of horse domestication give us the following conclusions:

- 1- The Eurasian Steppe is the main candidate to be the place of origin of horse domestication.
- 2- The horse domestication happened at least 5.000 years ago, and it was the result of a coevolutionary process between horse and humans that allowed a huge expansion of both all over the continent.
- 3- Mostly all modern horses are descendants of few oriental stallions, as it indicates the variability of their Y chromosome.
- 4- Przewalski horse is not a real wild horse but a feral population descendant of domestic Botai horses.
- 5- Botai horses have not direct relation with the modern domestic horse, what indicates the possibility of more than one nucleus of domestication.
- 6- The domestication of the horse was an inflexion point in human history and it created a breakthrough to any civilization that was able to control it.
- 7- The genetic variability of horses has decreased in the past 2000 years due to artificial breeding.
- 8- The oldest evidence to date about the existence of domestic horses is on the Botai's deposit.
- 9- Most of wild ancient horse lineages have contributed nothing to modern domestic horses.

## BIBLIOGRAFIA

- Anthony, D. W. (1985) The social and economic implications of the domestication of the horse"
- Anthony, D. W. (1995) Horse, wagon & chariot: Indo-European languages and archaeology. *Antiquity*, 69(264), 554-565.
- Anthony, D. W., & Brown, D. R. (2009) *Harnessing Horsepower*. Institute of Ancient Equestrian Studies.
- Anthony, D. W., & Brown, D. R. (2011) The secondary products revolution, horse-riding, and mounted warfare. *Journal of World Prehistory*, 24(2-3), 131.
- Arrom, J. J. (1983) Cimarrón: apuntes sobre sus primeras documentaciones y su probable origen. *Revista española de antropología americana*, 13, 47-57.
- Austin Gloria. (1995) *The Role of the Horse in Human Societies*. Equine Heritage Institute
- Azúa, R. V. (1996) *La domesticación animal*. Plaza y Valdes.
- Barclay, H. B. (1982) Another look at the origins of horse riding. *Anthropos*, 244-249.
- Belisario, A. (2005) Jared Diamond, Guns, germs, and steel: the fates of human societies.
- Bellone R. R., Brooks S. A., Sandmeyer L., Murphy B. A., Forsyth G., et al., (2008) Differential Gene Expression of TRPM1, the Potential Cause of Congenital Stationary Night Blindness and Coat Spotting Patterns (LP) in the Appaloosa Horse (*Equus caballus*). *Genetics* 179: 1861–1870
- Benirschke, K., Malouf, N., Low, R. J., & Heck, H. (1965). Chromosome complement: differences between *Equus caballus* and *Equus przewalskii*, Poliakoff. *Science*, 148(3668), 382-383.
- Bennett, D., & Hoffmann, R. S. (1999). *Equus caballus* Linnaeus, 1758 Horse. *Mammalian Species*, 628, 1-14.
- Bivens, A., Leinart, D., Klontz, B., & Klontz, T. (2007). The effectiveness of equine-assisted experiential therapy: Results of an open clinical trial. *Society & Animals*, 15(3), 257-267.
- Bohórquez, J. J. (1946). El caballo: Su origen, evolución y relaciones con el hombre. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia*, 15(90), 48-55.
- Bokovenko, N. A. (2000). The origins of horse riding and the development of ancient Central Asian nomadic riding harnesses. *Kurgans, ritual sites, and settlements: Eurasian Bronze and Iron Age*, 304-310.

- Bomford, M., y O'Brien, P. (1993). Potential use of contraception for managing wildlife pests in Australia. USDA National Wildlife Research Center Symposia.
- Boyd, L., & Houpt, K. A. (1994). Przewalski's horse: the history and biology of an endangered species. Suny Press.
- Breed, M.D. & Moore, J. (2012) Animal Behavior. Chapter 13 - Social Behavior, Cooperation, and Kinship, Academic Press, San Diego.
- Brooks S. A. ,Makvandi-Nejad S. ,Chu E. ,Allen J. J. ,Streeter C. ,et al., 2010 Variación morfológica en el caballo: definiendo rasgos complejos de tamaño y forma corporal. Anim Gineta. 41 : 159 – 165
- Cavalli-Sforza, L. L. (1997). Genes, peoples, and languages. Proceedings of the National Academy of Sciences, 94(15), 7719-7724.
- Chamberlin, J. E. (2010). Horse: How the horse has shaped civilizations. Vintage Canada.
- Chang, C. (2015). The study of nomads in the Republic of Kazakhstan. The Ecology of Pastoralism, 17-40.
- Clottes, J., & Lewis-Williams, J. D. (1998). The shamans of prehistory: Trance and magic in the painted caves (pp. 14-6). New York: Harry N. Abrams.
- Cooper, J. J., & MASON, G. J. (1998). The identification of abnormal behaviour and behavioural problems in stabled horses and their relationship to horse welfare: a comparative review. Equine Veterinary Journal, 30(S27), 5-9.
- Day, C., & Day, C. (2013). 15 Behavioural Consequences of Animal Abuse and its Remedies. Animal Abuse: Helping Animals and People, 131.
- De Barros Damgaard, P., Martiniano, R., Kamm, J., Moreno-Mayar, J. V., Kroonen, G., Peyrot, M., ... & Zaibert, V. (2018). The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia. Science, 360(6396), eaar7711.
- Denis, B. (2004). La domestication: un concept devenu pluriel. Productions Animales 3 (17), 161-166.(2004).
- Deraga, D. (2007). El caballo y el deporte. Estudios del hombre, 23, 193-209.
- Derry M. E. (2006) Horses in Society: A Story of Animal Breeding and Marketing
- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. Nature, 418(6898), 700.
- Diamond, J. (2006). Armas, gérmenes y acero
- Dmitriez, N.G. and Ernst, L.K. (1989) Animal Genetic Resources of the USSR. Animal Production and Health
- Drews, R. (2004). Early riders: The beginnings of mounted warfare in Asia and Europe.

- Endenburg, N. (1999). Perceptions and attitudes towards horses in European societies. *Equine Veterinary Journal*, 31(S28), 38-41.
- Fages, A., Hanghøj, K., Khan, N., Gaunitz, C., Seguin-Orlando, A., Leonardi, M., ... & Alfarhan, A. H. (2019). Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series. *Cell*.
- Ferreira, J. (2016). A passion for Percherons: feature-Percherons. *Farmer's Weekly*, 2016(16023), 38-40.
- Finn, J. L., Haase, B., Willet, C. E., van Rooy, D., Chew, T., Wade, C. M., ... & Velie, B. D. (2016). The relationship between coat colour phenotype and equine behaviour: A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science*, 174, 66-69.
- Garrott, R. A., & Oli, M. K. (2013). A critical crossroad for BLM's wild horse program. *Science*, 341(6148), 847-848.
- Gaunitz, C., Fages, A., Hanghøj, K., Albrechtsen, A., Khan, N., Schubert, M., ... & de Barros Damgaard, P. (2018). Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *Science*, 360(6384), 111-114.
- George, I., Jones, R. L., Chisholm, J., Tomlins, K., & Le Rolland, L. (2006). Animals at war.
- Glazko, V. (2003). An attempt at understanding the genetic basis of domestication. *Animal Science Papers and Reports*, 21(2), 109-120.
- Goodnight, J. (2007). *Horse Psychology & the Language of Horses*.
- Goto, H., Ryder, O. A., Fisher, A. R., Schultz, B., Kosakovsky Pond, S. L., Nekrutenko, A., & Makova, K. D. (2011). A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses. *Genome biology and evolution*, 3, 1096-1106.
- Grayson, D. K. (1991). Late Pleistocene mammalian extinctions in North America: taxonomy, chronology, and explanations. *Journal of World Prehistory*, 5(3), 193-231.
- Greene A. N. (2008) *Horses at Work: Harnessing Power in Industrial America*
- Hemmer, H. (1990). *Domestication: the decline of environmental appreciation*. Cambridge University Press.
- Hendricks, B. L. (2007). *International encyclopedia of horse breeds*. University of Oklahoma Press.
- Houpt, K. A., Law, K., & Martinisi, V. (1978). Dominance hierarchies in domestic horses. *Applied Animal Ethology*, 4(3), 273-283.
- Houpt, K. A. (1990). Ingestive behavior. *Veterinary Clinics of North America: Equine Practice*, 6(2), 319-337.
- [http://www.bradshawfoundation.com/chauvet/horse\\_central\\_recess.php](http://www.bradshawfoundation.com/chauvet/horse_central_recess.php)

- Hunt, K. (2000). Horse evolution.
- International Commission on Zoological Nomenclature. (2003) «Opinion 2027 (Case 3010): Usage of 17 specific names based on wild species which are pre-dated by or contemporary with those based on domestic animals».
- Janis, C. M., Gordon, I. J., & Illius, A. W. (1992). Modelling equid/ruminant competition: what happened to the North American browsing horses. *Hist Biol.*
- Johns, C. (2006). *Horses: history, myth, art*. Harvard University Press.
- Kavar, T., & Dovč, P. (2008). Domestication of the horse: Genetic relationships between domestic and wild horses. *Livestock science*, 116(1-3), 1-14.
- Kruska, D. (1988). Mammalian domestication and its effect on brain structure and behavior. In *Intelligence and evolutionary biology* (pp. 211-250). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lacey, M. (2004). In Sudan, Militiamen on Horses Uproot a Million. *New York Times*, A1.
- Larson, G., & Fuller, D. Q. (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 115-136.
- Levine, M. A. (1998). Eating horses: the evolutionary significance of hippophagy. *Antiquity*, 72(275), 90-100.
- Levine, M. A. (2005). Domestication and early history of the horse. *The domestic horse: the origins, development and management of its behaviour*, 5-22.
- Levine, Marsha. (2012). *Domestication of the Horse*.
- Lewis, Barbara S. "Egyptian Arabians: The Mystique Unfolded". *Arabians*. Pyramid Arabians. Archived from the original on 2006-05-08.
- Librado, P., Fages, A., Gaunitz, C., Leonardi, M., Wagner, S., Khan, N., ... & Der Sarkissian, C. (2016). The evolutionary origin and genetic makeup of domestic horses. *Genetics*, 204(2), 423-434.
- Librado, P., Gamba, C., Gaunitz, C., Der Sarkissian, C., Pruvost, M., Albrechtsen, A., ... & Serres-Armero, A. (2017). Ancient genomic changes associated with domestication of the horse. *Science*, 356(6336), 442-445.
- Lindgren, G., Backström, N., Swinburne, J., Hellborg, L., Einarsson, A., Sandberg, K., ... & Ellegren, H. (2004). Limited number of patriline in horse domestication. *Nature genetics*, 36(4), 335.
- Lira, J. (2015). Rastreando los orígenes de la domesticación del caballo en Iberia: ADN antiguo y la evidencia de Atapuerca. *Dendra médica. Revista de humanidades*, 14(2), 163-175.

- Lister, A., Kadwell, M., Kaagen, L. M., Richards, M. B., & Stanley, H. F. (1998). Ancient and modern DNA in a study of horse domestication. *Ancient biomolecules*, 2, 267-280.
- Littauer, M. A., & Crouwel, J. H. (2001). The Earliest Evidence for Metal Bridle Parts. *Oxford journal of archaeology*, 20(4), 329-338.
- Long JL. (2003) Introduced mammals of the world: their history, distribution and influence. Long JL, editor. Wallingford, UK: CABI Publishing;
- López, J. M. Q. (2018). La caza en el Paleolítico Superior: nociones claves de la antropología económica aplicada a la Península Ibérica. *Arbor*, 193(786), 412.
- Luís, C., Bastos-Silveira, C., Cothran, E. G., & Oom, M. D. M. (2006). Iberian origins of New World horse breeds. *Journal of Heredity*, 97(2), 107-113.
- MacDonald, K. C. (2000). The origins of African livestock: indigenous or imported? The origins and development of African livestock: Archaeology, genetics, linguistics and ethnography, 2, 17.
- MacFadden, B. J. (1986). Fossil horses from “Eohippus” (Hyracotherium) to Equus: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size. *Paleobiology*, 12(4), 355-369.
- MacFadden, B. J. (2005). Fossil horses--evidence for evolution. *Science*, 307(5716), 1728-1730.
- MacHugh, D. E., Larson, G., & Orlando, L. (2017). Taming the past: ancient DNA and the study of animal domestication. *Annual Review of Animal Biosciences*, 5, 329-351.
- Marija Gimbutas, (1956) The Prehistory of Eastern Europe. Part I: Mesolithic, Neolithic and Copper Age Cultures in Russia and the Baltic Area. Cambridge (Mass): Peabody Museum
- McCue M. E., Bannasch D. L., Petersen J. L., Gurr J., Bailey E., et al., (2012) A High Density SNP Array for the Domestic Horse and Extant Perissodactyla: Utility for Association Mapping, Genetic Diversity, and Phylogeny Studies.
- McDonnell, S.M., Henry, M., Bristol, F., (1991). Spontaneous erection and masturbation in equids. *J. Reprod. Fertil., Suppl.* 44, 664–665.
- McDonnell, S. M. (2000). Reproductive behavior of stallions and mares: comparison of free-running and domestic in-hand breeding. *Animal reproduction science*, 60, 211-219.
- Meltzer, D. J., & Mead, J. I. (1983). The timing of late Pleistocene mammalian extinctions in North America. *Quaternary Research*, 19(1), 130-135.

- Memishevikj, H., & Hodzhikj, S. (2010). The effects of equine-assisted therapy in improving the psycho-social functioning of children with autism. *Journal of Special Education and Rehabilitation*, 11(3-4), 57-67.
- Monfort, S. L., Arthur, N. P., & Wildt, D. E. (1994). Reproduction in the Przewalski's horse. *Przewalski's Horse* (L. Boyd and Kl. A. Houpt, eds.). State University of New York, Albany, 173-193.
- Moore, J. (2010). General biomechanics: the horse as a biological machine. *Journal of equine veterinary science*, 30(7), 379-383.
- Muñiz, D. C. M. (2010). El caballo en la Edad Media. Un estado de la cuestión. In *Homenaje al profesor Eloy Benito Ruano* (pp. 537-552). Universidad de Murcia.
- N. Benecke (2006) On the beginning of horse husbandry in the southern Balkan Peninsula-the horse bones from Kırklareli-Kanhgecit. *Equids in Time and Space: Papers in Honour of Véra Eisenmann*, Oxford
- Nimmo, D. G.; Miller, K. K. (2007). «Ecological and human dimensions of management of feral horses in Australia: A review». *Wildlife Research* 34 (5): 408-417.
- Nimmo, D. G.; Miller, K.; Adams, R. (2007). «Managing feral horses in Victoria: A study of community attitudes and perceptions». *Ecological Management & Restoration* 8 (3): 237-243.
- O'Connor, T. P. (1997). Working at relationships: another look at animal domestication. *Antiquity*, 71(271), 149-156.
- Olsen S. (2006). Early horse domestication on the Eurasian Steppe. Pp. 245–69
- Olsen, S. (2008). The inception of horse pastoralism. *General Anthropology*, 15(1), 1-6.
- Orlando, L. (2015). *Equids*.
- Orlando, L. (2018). An ancient DNA perspective on horse evolution. In *Paleogenomics* (pp. 325-351). Springer, Cham.
- Outram AK, NA Stear, R Bendrey et al. (2009). The earliest horse harnessing and milking. *Science* 323: 1332–5.
- Peffers, A. (2016). *Understanding the Horse's Teeth and Mouth*. The Crowood Press.
- Perry, G. H., & Markiewicz, C. A. (2019). Horse Paleogenomes and Human–Animal Interactions in Prehistory. *Trends in Genetics*.
- Petersen, J. L., Mickelson, J. R., Cothran, E. G., Andersson, L. S., Axelsson, J., Bailey, E., ... & da Câmara Machado, A. (2013). Genetic diversity in the modern horse illustrated from genome-wide SNP data. *PloS one*, 8(1), e54997.
- Price, E.O. 1999, Behavioral development in animals undergoing domestication.



- Price, E. O. (2008). Principles and applications of domestic animal behavior: an introductory text. CABI.
- Price, M. (2018). Finding the first horse tamers.
- Pruvost, M., Bellone, R., Benecke, N., Sandoval-Castellanos, E., Cieslak, M., Kuznetsova, T., ... & Ludwig, A. (2011). Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(46), 18626-18630.
- Pugh, D. G., Passler, N., & Ziska, S. (2017). Miniature horses and ponies. *Nutritional Management of Equine Diseases and Special Cases*, 1-3.
- Ravina, A. G. (2017). La Caballería española en una época de cambio: las reflexiones del Teniente Coronel José de Monasterio, 1930. *RESI: Revista de estudios en seguridad internacional*, 3(2), 113-127.
- Robinson, I. H. (1999). The human-horse relationship: how much do we know?. *Equine Veterinary Journal*, 31(S28), 42-45.
- Rodríguez Yuste, C. (2014). Los indios de las praderas de Norteamérica. *Vida cotidiana*
- Rubenstein, D. I. (1981). Behavioural ecology of island feral horses. *Equine Veterinary Journal*, 13(1), 27-34.
- Russell, N. (2002). The wild side of animal domestication. *Society & Animals*, 10(3), 285-302.
- Ryder, O. A. (1993). Przewalski's horse: prospects for reintroduction into the wild. *Conservation Biology*, 7(1), 13-15.
- Schubert, M., Jónsson, H., Chang, D., Der Sarkissian, C., Ermini, L., Ginolhac, A., ... & Fumagalli, M. (2014). Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(52), E5661-E5669.
- Schulz, E., & Kaiser, T. M. (2013). Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Review*, 43(2), 111-123.
- Thompson, F. M. L. (1976). Nineteenth-century horse sense. *The Economic History Review*, 29(1), 60-81.
- VanDierendonck, M. C., & Goodwin, D. (2005). Social contact in horses: implications for human-horse interactions.
- Vigne, J. D. (2015). Early domestication and farming: what should we know or do for a better understanding? *Anthropozoologica*, 50(2), 123-151.

- Vila C. J. Leonard and A Beja-Pereira. 2006. Genetic domestication of horse and donkey. Pp. 342–53
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Cañon, J., Cothran, G., Distl, O., ... & Yupanqui, I. T. (2011). European domestic horses originated in two Holocene refugia. *PloS one*, 6(3), e18194.
- Warmuth, V., Eriksson, A., Bower, M. A., Barker, G., Barrett, E., Hanks, B. K., ... & Soyonov, V. (2012). Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(21), 8202-8206.
- Weinstock, J., Willerslev, E., Sher, A., Tong, W., Ho, S. Y., Rubenstein, D., ... & Prieto, A. (2005). Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective. *PLoS biology*, 3(8), e241.
- Weisdorf, J. L. (2005). From foraging to farming explaining the Neolithic Revolution. *Journal of Economic surveys*, 19(4), 561-586.
- Worcester, D. E. (1945). Spanish horses among the Plains tribes. *Pacific Historical Review*, 14(4), 409-417.
- Wuang, Y. P., Wang, C. C., Huang, M. H., & Su, C. Y. (2010). The effectiveness of simulated developmental horse-riding program in children with autism. *Adapted Physical Activity Quarterly*, 27(2), 113-126.
- Wutke, S., Sandoval-Castellanos, E., Benecke, N., Döhle, H. J., Friederich, S., Gonzalez, J., ... & Morales-Muñiz, A. (2018). Decline of genetic diversity in ancient domestic stallions in Europe. *Science advances*, 4(4), eaap9691.
- Zalba, S. M., & Cozzani, N. C. (2004). The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. In *Animal Conservation forum* (Vol. 7, No. 1, pp. 35-44). Cambridge University Press.
- Zamudio, R. J. (2003) *La guerra en Oriente Próximo y Egipto*.
- Zeder, M. A. (2006). Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 15(3), 105-117.
- Zeder, M. A. (2012). The domestication of animals. *Journal of Anthropological Research*, 68(2), 161-190.